ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 74
12
ДЕКАБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. И. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. К. Одинокова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 6.09.89. Подписано к печати 13.12.89. М-27280. Формат бумаги $70 \times 100^1/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.13.
Усл. кр.-отт. 21.93. Уч.-изд. л. 16.42 . Тираж 2225. Тип. зак. 1949. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 58 : 577.95 : 582.2

М. В. Баранова

ОНТОГЕНЕЗ ВИДОВ РОДА *LILIUM* (*LILIACEAE*) И ЕГО ЗАКОНОМЕРНОСТИ

M. V. BARANOVA. THE ONTOGENY OF THE SPECIES OF THE GENUS *LILIUM* (*LILIACEAE*) AND ITS REGULARITIES

На основе исследования онтогенеза лилий выделены возрастные периоды развития. В каждом из них растению присущи специфические морфофизиологические признаки. В ходе онтогенеза выявлены общие особенности развития, характерные для рода в целом: слабая дифференциация зародыша в зрелых семенах, замена главного корня системой придаточных в первые месяцы жизни проростка, раннее формирование луковицы и способность к геофилии, замена структуры побега и типа ветвления побеговой системы, разделение функций листового органа. Наряду с признаками, общими для рода *Lilium*, отмечено достаточное разнообразие в ходе развития каждого вида. Оно выражается в степени дифференциации зародыша в зрелых семенах, в типе прорастания семян, в особенностях строения первого листа сеянца и т. д. Проведена эволюционная оценка выделенных признаков. Некоторые из них могут быть использованы как диагностические. В результате изучения онтогенеза получены дополнительные данные (ритмика роста, типы биологической кривой), которые дают основания представить возможные пути преобразования структуры растений в пределах рода *Lilium*.

Изучение онтогенеза представителей одной таксономической группы выявляет спектр новых данных, которые расширяют и углубляют характеристику таксонов, четче отражают родственные связи между ними, позволяют обнаружить наиболее древние черты организации, понять возможные пути преобразования структуры в ходе эволюции данной группы и т. д. Все это в полной мере относится к роду *Lilium* и входит в задачу исследования и сравнительного анализа онтогенеза его представителей.

Среди обширной литературы, посвященной роду *Lilium*, данные по сравнительному изучению онтогенеза его видов практически отсутствуют. Наиболее подробно исследованы особенности строения и прорастания семян и морфология проростков лилий (Comber, 1949; Woodcock, Stearn, 1950; Баранова, 1974; Седова, 1978, 1982, 1986; Оганезова, 1980).

Работа проводилась на базе коллекции сем. *Liliaceae* Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Результаты исследования

В ходе онтогенеза растение претерпевает ряд морфофизиологических изменений, которые определяют возрастные периоды особи. По классификации Т. А. Работнова (1950), растения в ходе своего развития проходят четыре основных периода: первичный покой, виргинильный, репродуктивный и сенильный.

1. Период первичного покоя. Жизнеспособные семена.

Зрелые семена лилий содержат обильный эндосперм, в который заключен прямой, линейный зародыш со слабо дифференцированной почечкой. Ко вре-

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

мени опадения семян зародыш недоразвит и находится в состоянии морфологического покоя, который длится у разных видов *Lilium* от нескольких дней до шести и более месяцев. В данном случае «покой» понятие относительное, поскольку в этот период в семени идет доразвитие зародыша. После завершения дифференциации зародыша семена прорастают. Однако сроки прорастания семян лилий не всегда связаны с завершением развития зародыша: в течение определенного срока семена с уже дифференцированным зародышем не прорастают. Причина этого — проявление физиологического покоя. Он связан с содержанием ингибиторов в семени и с недостаточной газопроницаемостью тканей, окружающих зародыш лилий, что подавляет его ростовую активность и создает физиологический механизм торможения прорастания (Николаева и др., 1985). Тип покоя семян и его продолжительность определяют срок их прорастания. Среди видов лилий выделены семена быстропрорастающие — через 7—20 (30) дней и длительно прорастающие — более чем через 30 дней.

2. Виргинильный период.

Виргинильный период охватывает время с момента прорастания семени до первого цветения растения и складывается у лилий из трех фаз развития: всходы, ювенильная и взрослая вегетативная, или прематурная.

Всходы. Начальный этап прорастания семян у всех видов *Lilium* одинаков: из микропилярного конца семени появляется главный корень, а вслед за ним семядоля, в основании которой находится зародышевая почечка. Семядоля подразделяется на гаусторий, влагалище и черешок, который связывает гаусторий с влагалищем. Различия между видами выражаются в местоположении семени после прорастания, а также в степени развития семядоли и функциях, которые она выполняет. Одни виды — *Lilium auratum* Lindl., *L. canadense* L., *L. martagon* L., *L. tsingtauense* Gilg, *L. washingtonianum* Kellogg и др., — характеризуются подземным (гипогеальным) прорастанием, их семядоля разрастается слабо. Другие виды — *L. callosum* Sieb. et Zucc., *L. cernuum* Kom., *L. davidii* Duchartre, *L. formosanum* (Baker) Wallace, *L. pumilum* Delile и др., — имеют надземное (эпигеальное) прорастание семян; у них семядоля значительно разрастается в длину и зеленеет (рис. 1).

Имеется также группа видов, у которых при подземном типе прорастания семядоля разрастается достаточно интенсивно, иногда достигая 2—3 см дл., но семя на поверхность почвы обычно не выносит. Подобной особенностью прорастания характеризуются *Lilium monadelphum* Bieb., *L. ledebourii* (Baker) Boiss., *L. rhodopaeum* Delip., *L. polyphyllum* D. Don (Баранова, 1974).

Особый интерес представляют виды, способные прорастать как подземно, так и надземно — *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *L. aurantiacum* Weston, *L. philadelphicum* L., *L. parvum* Kellogg, *L. parryi* S. Wats., *L. humboldtii* Roezl. et Leichtl. Особи первых трех видов прорастают обычно надземно, для последних трех чаще характерно подземное прорастание. Возможно, подобная особенность связана с произрастанием в разных экологических условиях, что характерно для этих видов, занимающих огромные ареалы.

Семена лилий с подземным прорастанием в подавляющем большинстве прорастают не ранее, чем через 2—3 мес. Сразу после прорастания семени проросток формирует маленькую луковицу за счет разрастания влагалища семядоли и перекачки в него питательных веществ эндосперма семени. Первый ассимилирующий лист появляется у проростков через 1—3 мес. после прорастания. В первый год жизни у них формируется обычно один лист.

Семена с надземным прорастанием обычно прорастают быстро, их листоподобная зеленая семядоля достигает 60—80 мм длины. Она выполняет функцию фотосинтеза и проводит запасные питательные вещества из эндосперма к растущей почечке. Влагалище семядоли разрастается у них слабо. Луковица формируется за счет разрастания влагалища первого и последующих листьев,

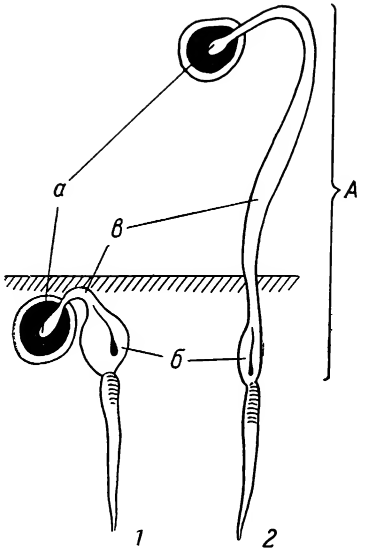


Рис. 1. Типы прорастания семян в роде *Lilium*.

1 — подземный, *2* — надземный, *А* — семядоля: *а* — гаусторий, *б* — влагалище семядоли, *в* — черешок семядоли.

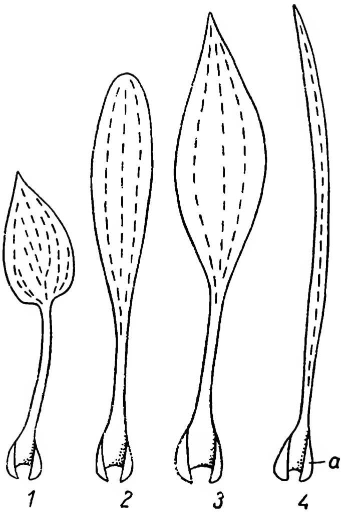


Рис. 2. Типы первых листьев сеянцев лилий.

1 — яйцевидный, *2* — продолговато-лопатчатый, *3* — ланцетный, *4* — линейный; *а* — влагалище листа.

которые появляются один за другим вслед за семядолей. В первый год жизни у лилий этой группы развивается от двух до пяти листьев.

Корневая система проростков лилий представлена главным корнем, который живет не более трех месяцев. В первый же год жизни его заменяет система придаточных корней. Они появляются на укороченном гипокотиле, а затем на базальных узлах главной оси побега. В основании корней формируется контрактильная зона, благодаря которой проростки втягиваются в почву на оптимальную глубину.

Изучение морфофизиологических особенностей семян лилий разных типов прорастания показало их достаточное сходство. Различия проявляются в динамике расходования запасных веществ эндосперма, в накоплении сухого вещества, в реакции на охлаждение, а у проростков — в сроках появления первого листа (Седова, 1982, 1986).

Ювенильная фаза. Появление первого листа — дальнейшая ступень развития лилий. У большинства видов он появляется еще при жизни семядоли. Форма и структура первого листа сеянца постоянна для каждого вида лилии, но у разных видов он различается по форме и размеру пластинки, по типу жилкования, анатомическому строению, наличию или невыраженности черешка и т. д. По форме первого листа сеянца можно выделить четыре группы видов *Lilium* (рис. 2):

1) небольшой (0.8—2 см) яйцевидный с заостренной верхушкой и длинным черешком (*Lilium martagon*, *L. hansonii* Leichtl. ex D. T. Moore, *L. tsingtauense*, *L. auratum*, *L. speciosum* Thunb., *L. washingtonianum*, *L. humboldtii* и др.);

2) крупный (2.5—3.5 см) продолговато-лопатчатый с закругленной верхушкой и оттянутым основанием, переходящим в короткий черешок (*Lilium candidum* L., *L. pyrenaicum* Gouan, *L. monadelphum*, *L. ledebourii*, *L. polyphyllum* и др.);

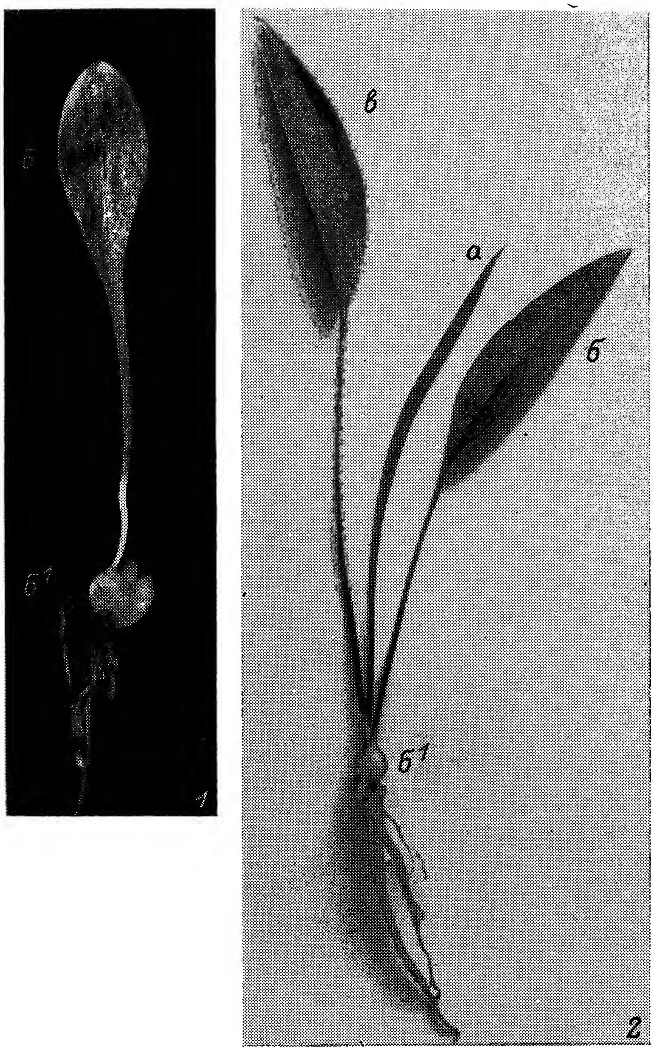


Рис. 3. Сеянцы *Lilium candidum* (*1*) и *L. sulphureum* (*2*).

а — семядоля, *б* — первый лист, *б*¹ — влагалище первого листа, *в* — второй лист.

3) крупный (2.5—3.5 см) ланцетный с заостренной верхушкой и длинным черешком (*Lilium regale* Wils., *L. henryi* Baker, *L. duchartrei* Franchet, *L. lankongense* Franchet и др.);

4) линейный с невыраженным черешком (*Lilium amabile* Palib., *L. pumilum*, *L. cernuum*, *L. pensylvanicum*, *L. pseudotigrinum* Carr., *L. lancifolium* Thunb., *L. philadelphicum* L., *L. bulbiferum* L. и др.).

Листья сеянцев при основании имеют широкие влагалища (рис. 2, 3). После отмирания зеленых пластинок и черешков они сохраняются и функционируют как запасающие чешуи, формируя луковицу.

Ювенильная фаза у лилий длится от появления первого листа до появления первого удлиненного побега и продолжается у разных видов от нескольких месяцев до трех лет. Побег возобновления в этой фазе представлен укороченной частью — донцем, на котором расположены листья, образующие приземный пучок. Ветвление побега моноподиальное (рис. 4, *I*, *1*). У видов с длительной

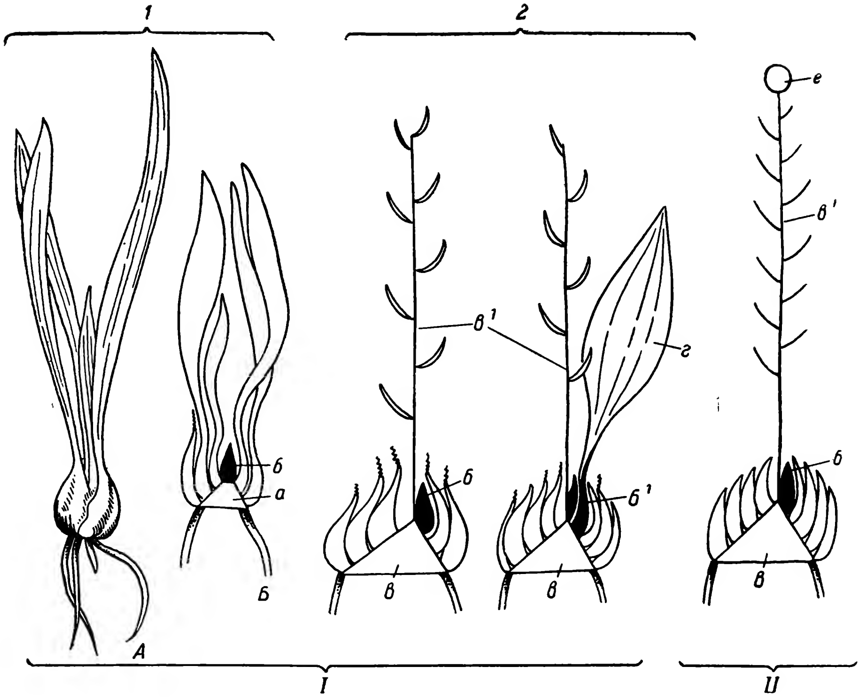


Рис. 4. Строение лилий в разные возрастные периоды и фазы онтогенеза (схема).

I — виргинильный период. *1* — ювенильная фаза: *А* — общий вид, *Б* — схема строения; *а* — укороченный побег сеянца в ювенильной фазе, *б* — почка возобновления. *2* — прематурная фаза: *б* — почка возобновления с низовыми листьями, $б^1$ — почка возобновления с ассимилирующим листом, *в* — укороченная часть побега возобновления «*n*» порядка, $в^1$ — удлиненная часть побега того же порядка «*n*», *г* — ассимилирующий лист укороченной части побега «$n+1$» порядка. *II* — репродуктивный период: *е* — соцветие.

ювенильной фазой с каждым годом на побеге увеличиваются число листьев и их размеры (рис. 5). Главный побег — побег I порядка у ряда видов (*Lilium pyrenaicum*, *L. kesselringianum* Miscz. и др.) — может быть трех- и четырехлетним. У видов с краткой ювенильной фазой главный побег одно- или двулетний.

Корневая система в ювенильной фазе представляет систему придаточных корней, среди которых выделяются специализированные контрактильные. Они отличаются большей толщиной, четко выраженной поперечной складчатостью и слабым ветвлением.

Взрослые вегетативные растения (прематурная фаза). Появление первого удлиненного надземного олиственного побега завершает ювенильную фазу развития лилий. Этот побег является продолжением главной оси побега I порядка. У подавляющего большинства видов лилий первый удлиненный побег вегетативный.[1] С его появлением растение вступает в новую фазу развития — прематурную (рис. 4, *I*, *2*). Лишь у немногих видов лилий (*Lilium philippinense* Baker, *L. pumilum*, *L. concolor* и др.) на первом удлиненном побеге (побеге I порядка) формируются цветки. В этом случае растение сразу вступает в репродуктивный период, минуя прематурную фазу развития.

Переход в прематурную фазу связан у лилий со сменой структуры побега: укороченный подземный побег с пучком приземных листьев сменяется побегом, составленным укороченной подземной частью с низовыми листьями (луковицей) и удлиненной олиственной надземной частью. Удлиненная часть побега

---

[1] Формирование удлиненных вегетативных побегов в ходе онтогенеза в течение ряда лет присуще лишь видам одного рода сем. *Liliaceae* — роду *Lilium*.

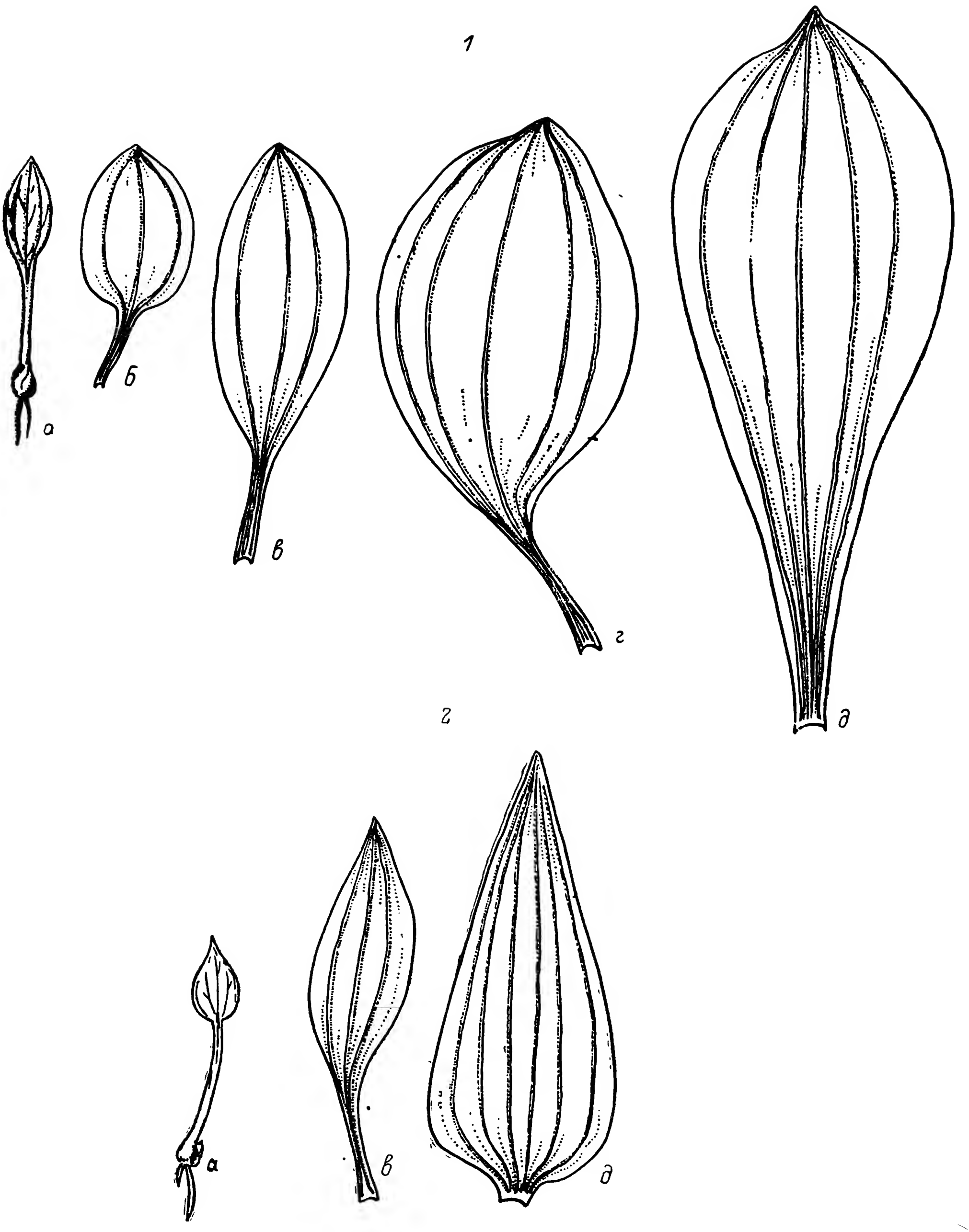


Рис. 5. Изменение формы и размера листьев в онтогенезе у *Lilium martagon* (*1*) и *L. speciosum* (*2*).

а — первый лист сеянца, *б* — лист двулетнего сеянца, *в* — лист трехлетнего сеянца, *г* — лист четырехлетнего сеянца, *д* — лист зрелого растения.

однолетняя, после завершения вегетации отмирает. Сохраняется лишь его укороченная часть, которая составляет луковицу.

Первый удлиненный побег формируется из верхушечной почки и является продолжением главной оси, а новый побег возобновления развивается из пазушной почки и представляет собой побег II порядка по отношению к главной оси. В последующие годы развития особи побеги возобновления будут представлять собой побеги все возрастающих порядков. С появлением побега II порядка устанавливается симподиальный тип ветвления побеговой системы.

После формирования удлиненного побега у лилий заметнее становится скошенное направление роста (косоортотропное или плагиотропное) укороченной части побега. Эта особенность заметна и у сеянцев, но с возрастом она проявляется сильнее и у зрелых растений выражена особенно четко (Баранова, 1981).

Прематурная фаза длится у лилий 1—3 года в зависимости от вида. Иными словами, вегетативными могут оставаться даже побеги III порядка. При этом из года в год увеличиваются размер побега возобновления и число метамеров на его укороченной и удлиненной частях. Увеличение идет до тех пор, пока не достигнет определенного минимума, при котором растение становится способным формировать цветки. Для каждого вида это число метамеров более или менее постоянно. Оно в определенной степени является количественным выражением физиологического состояния особи. Так, например, *Lilium buschianum* зацветает при 9—12 метамерах на побеге возобновления — обычно на побеге I порядка — (трех—четырех в луковице и 6—8 на надземной части), а *L. pyrenaicum* — при 115—120 метамерах — чаще на побеге III порядка — (15—20 на укороченной части (в луковице) и не менее 100 на надземной).

С появлением надземного побега на укороченной части обычно прекращается заложение зеленых листьев: на донце формируются только низовые запасающие.[2] Однако в прематурной фазе возможны случаи появления 1—3 зеленых листьев в луковицах у многих видов лилий (рис. 4, *I*, *2*, *Б*). Они значительно крупнее листьев надземного побега (так, например, у *Lilium martagon* пластинка приземного листа равна 12 см дл. и 5.5 см шир., тогда как лист его надземного побега не превышает 5 см дл. и 2 см шир.). Такой побег возобновления функционирует как дициклический: листья укороченной части побега начинают вегетировать в год их заложения, в конце лета—осенью, а удлиненная олиственная часть побега того же порядка — летом следующего года. У таких растений одновременно вегетируют побеги разных порядков, т. е. удлиненная часть побега «n» порядка и листья укороченной части побега «n+1» порядка. Подобное явление мы также наблюдали у особей *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. и у многих видов *Fritillaria* в прематурной фазе развития.

К концу прематурной фазы растение приобретает облик, в общем характерный для зрелых растений данного вида: формируются столоны, анизотропные побеги, пазушные почки на наземной и подземной частях побега и т. д.

3. Репродуктивный период.

Дифференциация конуса нарастания в соцветие — формирование первого монокарпического побега — означает вступление растения в репродуктивный период онтогенеза (рис. 4, *II*). Первое цветение в зависимости от вида наступает через 1—6 лет после посева семян. В этот период окончательно завершается становление структуры растения и оно приобретает характерные для данного вида размер и облик.

В луковице прекращается заложение зеленых листьев и впредь формируются только низовые. Она ежегодно пополняется новыми чешуями, при этом наружные отмирают. У молодых репродуктивных особей число вновь сформированных чешуй превосходит число отмирающих. В результате размер луковиц от года к году увеличивается, как и число листьев и цветков на надземной части побега. С наступлением полной зрелости (фаза средневозрастных репродуктивных особей) число чешуй, сформированных за год, и число отмирающих чешуй в луковице, число листьев и цветков на надземном побеге становятся более или менее постоянными.

---

[2] Исключение составляют три вида — *Lilium candidum* L., *L. catesbaei* Walter и *L. iridollae* M. G. Henry, — у которых листья в луковице продолжают развиваться в течение всей жизни растения.

Из-за постоянной обновляемости луковицы определить продолжительность репродуктивного периода у большинства видов лилий достаточно трудно. Данные по этому вопросу весьма ограниченны, но по-видимому, продолжительность репродуктивного периода составляет десятки лет.

4. Сенильный период.

Вступление в сенильный период связано с ослаблением цветения, уменьшением размеров органов, снижением интенсивности размножения. Это те немногочисленные признаки старения особи, которые можно выделить на современном уровне знаний биологии лилий. В литературе приводятся сведения о том, что продолжительность жизни отдельных особей *L. hansonii*, *L. martagon*, *L. pyrenaicum*, *L. szovitsianum* и др. достигает 20—50 лет (Заливский, 1952; Hellwig, 1957; Головкин, 1973; Synge, 1980). Однако абсолютный возраст особи семенного происхождения, по-видимому, значительно превосходит указанные сроки. Продолжительность жизни лилий зависит не только от физиологического состояния особи, но и от многих внешних факторов — механических, экологических, повреждения вредителями и болезнями и т. д.

Более определенно можно сказать о продолжительности жизни и старении некоторых короткоживущих видов лилий — *Lilium pumilum*, *L. callosum*, *L. buschianum*. Уже через 4—5 лет после посева растения уменьшаются в размере, постепенно на побеге сокращается число листьев и цветков в результате сокращения численности зачатков в почке возобновления, сокращается число корней. Все это свидетельствует о старении растений. Вскоре цветение прекращается и растение погибает.

Обсуждение

Сравнительный анализ онтогенеза видов рода *Lilium* позволил выделить общие признаки и особенности, характерные для всех представителей рода.

Полученные данные подтверждают существующее общее представление о возрастных периодах, в которых пребывает особь в ходе своего развития от семени до естественного старения и гибели. В каждом из возрастных периодов растение характеризуется определенными структурными и биологическими особенностями.

Для всех видов *Lilium* характерна относительно слабая дифференциация зародыша в зрелых семенах. Эта особенность присуща также представителям других родов сем. *Liliaceae* — *Erythronium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Gagea*, *Cardiocrinum* (Бочанцева, 1962; Иванова, 1973; Лубягина, 1974; Двораковская, 1977; Цыганкова, 1979). У проростков всех видов *Lilium* в первые месяцы жизни главный корень заменяется системой придаточных. С первых фаз развития у них начинается формирование запасающего органа — луковицы — и проявляется способность к геофилии.[3] Эти два процесса идут сопряженно и продолжаются в течение всей жизни растения. В ходе онтогенеза у всех видов *Lilium* происходит смена структуры побега возобновления и типа ветвления побеговой системы.

Для всех видов *Lilium* на ранних фазах онтогенеза характерны не только преобразование побеговой системы, но и разделение функций ассимилирующего органа. Листья молодых особей имеют зеленую пластинку, черешок и тонкое пленчатое влагалище. Влагалище листа постепенно разрастается и превращается в запасающую чешую луковицы, а черешок и зеленая пластинка листа отмирают. Подобное разделение функций листа в онтогенезе можно проследить у многих представителей сем. *Liliaceae*.

---

[3] При этом контрактильную функцию выполняют как главный, так и придаточные корни.

У представителей сем. *Hyacinthaceae* ассимилирующий лист выполняет также запасающую функцию в результате разрастания влагалища, а запасающая чешуя впоследствии становится защитной, покровной.

У зрелых особей лилий листовой зачаток преобразуется только в низовой запасающий лист — листовая ассимилирующая пластинка у него не формируется.

Наряду с общими особенностями онтогенеза, которые дополняют характеристику рода, сравнительный анализ показал достаточное разнообразие хода развития каждого вида. Оно выражается в степени дифференциации зародыша в зрелых семенах и в продолжительности их покоя, что в конечном счете определяет сроки прорастания семян (от 7 дней до 6 месяцев); в типах прорастания семян (подземный, надземный); в форме и размере первого листа сеянца (четыре типа); в продолжительности возрастных периодов (от года до десятков лет) и составляющих их фаз. Мы попытались проанализировать эти признаки различия и оценить их эволюционное значение.

Тип прорастания семян как один из ведущих признаков вида был использован H. Comber (1949) при разработке системы рода *Lilium*. Между тем существование видов, способных прорастать как подземно, так и надземно, свидетельствует о том, что тип прорастания семян у лилий вряд ли может иметь столь большое таксономическое значение, какое придает ему Comber. Об этом говорит также относительное морфофизиологическое сходство семян разных типов прорастания, а при смене условий проращивания — появление некоторых признаков, не свойственных данному типу (Седова, 1982). Говоря о типах прорастания семян однодольных, А. Имс (1964 : 84), подчеркивал, что «в ходе их эволюции изменение типа прорастания совершалось легко и много раз».

Наиболее константным признаком на раннем этапе онтогенеза оказались форма и размер первого листа сеянцев лилий. Этот признак объединяет большие группы родственных видов и был использован при критическом пересмотре системы рода *Lilium* (Баранова, 1988). Он тесно связан со сроками и типом прорастания семян. Так, например, яйцевидный черешковый лист сеянца имеют виды, семена которых всходят не ранее чем через 2—3 месяца и чаще имеют подземный тип прорастания. Это виды секций *Martagon* Duby и *Pseudomartagon* (Waugh) M. Baranova. Семена видов с линейным первым листом прорастают быстро и дружно и чаще надземно (виды секций *Pseudolirium* Wils. и *Sinolirium* Vriscz.).[4]

Форма первого листа сеянца — хороший диагностический признак, который в совокупности с типом и временем прорастания семян дает возможность распознавать виды на самых ранних фазах развития и помогает в отборе гибридных сеянцев.[5] Форме первого листа сеянца многие исследователи придают большое филогенетическое значение, отмечая особую роль этого признака в установлении родственных связей в различных группах однодольных растений (Авдулов, 1931; Филимонова, 1958; Stebbins, 1974; Барыкина, Капранова, 1983, и др.).

Особенности онтогенеза помогают представить возможные преобразования структуры лилий в ходе эволюции. Зеленые листья на укороченном побеге формируются у лилий на ранних фазах развития. С появлением надземного побега (прематурная фаза), как правило, прекращается формирование зеленых листьев в луковице. Но это правило в ряде случаев, как отмечалось, нарушается, и в луковице в прематурной фазе могут развиваться ассимилирующие листья. Они начинают вегетировать сразу после формирования, с конца лета или осенью, и вегетируют до заморозков, а в холодной оранжерее — в течение всей зимы. Подобные молодые растения по феноритмотипу являются зимнезелеными. Весной у них появляется удлиненный побег и вегетация продолжается. С наступлением цветения формирование приземных листьев прекращается, и растение функционирует как летнезеленое. Исключение составляют, как отмечалось, только три вида — *Lilium candidum*, *L. catesbaei*, *L. iridollae*. Они в течение всей жизни остаются зимнезелеными. Эти виды произрастают в районах ареала рода с наиболее высокой температурой и влажностью в период зимних месяцев — Сирия, Ливан, юго-восток США.

---

[4] У сеянцев видов, семена которых прорастают как подземно, так и надземно, независимо от типа прорастания один тип листа.

[5] Гибриды, семена которых прорастают по типу одного из родителей, обычно несут многие его признаки.

Ботанико-географические данные свидетельствуют о том, что становление и распространение ряда родов сем. *Liliaceae* относятся к третичному периоду (Клеопов, 1941) и проходили в условиях достаточно теплого и влажного климата, что позволяло растениям вегетировать в течение длительного времени, включая и зимние месяцы. Можно предположить, что древние формы лилий формировали зеленые листья по всему побегу, включая его укороченную часть, и были зимнезелеными растениями подобно *Lilium candidum*.

В дальнейшем в связи с похолоданием и возрастающей континентальностью климата, приведшими к резко выраженной сезонности, реакция растений на изменение условий проявилась в сокращении периода вегетации, которая ограничивалась исключительно летними месяцами. При этом зеленые листья луковицы, вегетирующие в зимнее время, редуцировались до низовых, лишенных листовых пластинок (чешуй), а роль единственного вегетирующего органа стал выполнять удлиненный олиственный побег. Зимнезелеными остались только виды, произрастающие в районах, где климат со времен третичного периода не претерпел особых изменений, каковыми и являются, как отмечал Е. В. Вульф (1944, с. 332), районы произрастания отмеченных трех видов лилий. Таким образом, формирование зеленых листьев в луковице в прематурной фазе развития, по-видимому, можно рассматривать как проявление древних черт организации лилий.

Исследование онтогенеза показало, что пребывание разных видов *Lilium* в каждой возрастной фазе различно по продолжительности. Цепь морфологических изменений в ходе онтогенеза особи можно представить одновершинной биологической кривой — количественные показатели (размеры органов, число метамеров на побеге) сначала возрастают до наступления репродуктивного периода, а при вступлении в сенильный период падают (Серебрякова, 1971). Типы биологической кривой — крутизна восходящей и нисходящей частей — у разных видов лилий различны и определяются общей продолжительностью жизни и темпом развития данного вида, т. е. скоростью достижения репродуктивного периода.

У лилий можно выделить два типа биологической кривой хода онтогенеза: с длительным (до 6—7 лет) хорошо выраженным виргинильным и длительным сенильным периодами и с кратким (один—два года) слабо выраженным виргинильным периодом (рис. 6). Между крайними типами у лилий существует много переходных форм.

В первом случае подъем биологической кривой постепенный, что связано с медленным темпом развития. Семена видов, относящихся к этому типу, всходят не ранее, чем через 2—3 месяца, большинство их прорастает подземно; растения ежегодно формируют на побеге не более 2—3 метамеров; главный побег — многолетний и никогда не становится репродуктивным, цветки формируются обычно на побеге III порядка. Все эти виды долгоживущие. Они выделяются крупными размерами, многолистными побегами, многочешуйными луковицами,

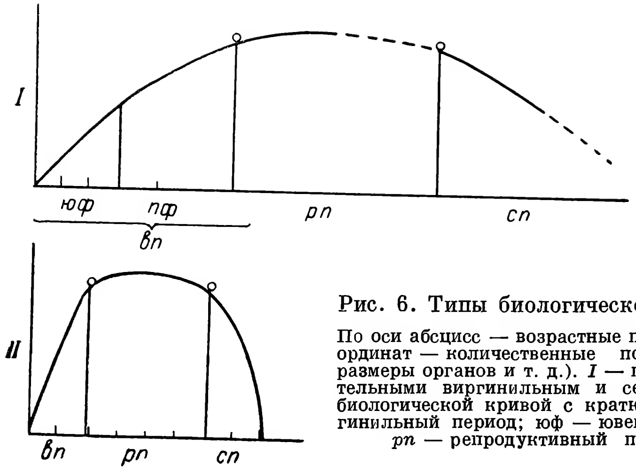


Рис. 6. Типы биологической кривой хода онтогенеза лилий.

По оси абсцисс — возрастные периоды и их продолжительность; по оси ординат — количественные показатели (число метамеров побега, размеры органов и т. д.). *I* — первый тип биологической кривой с длительными виргинильным и сенильным периодами; *II* — второй тип биологической кривой с кратким виргинильным периодом; *вп* — виргинильный период; юф — ювенильная фаза, *пф* — прематурная фаза, *рп* — репродуктивный период, *сп* — сенильный период.

произрастают в наиболее мезофитных условиях (*Lilium martagon*, *L. pyrenaicum*, *L. hansonii*). Во втором случае биологическая кривая имеет крутой подъем в виргинильном и крутой спад в сенильном возрастных периодах. Виды с подобным ходом онтогенеза характеризуются быстрым (обычно надземным) прорастанием семян, формированием в первый год на побеге 3—5 (7) метамеров, одно- или двулетним главным побегом, появлением репродуктивных органов часто на побеге I порядка. Высокий темп развития связан у них с краткой продолжительностью жизни (4—6 лет). Эти растения некрупных размеров, произрастают они в более ксерофитных условиях по сравнению с другими видами рода (*L. pumilum*, *L. concolor*, *L. buschianum* и др.).

Типы онтогенеза на примере одного рода продемонстрировали общую тенденцию к ускорению темпов развития, свойственную каждому таксону в ходе его эволюции. Ускорение темпов развития выразилось в роде *Lilium* в сокращении общей продолжительности жизни особи, связанной с сокращением начальных фаз онтогенеза и ранним переходом главной оси в репродуктивный период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1931. Т. 44. С. 10—96. — *Баранова М. В.* Типы прорастания семян и развитие сеянцев у видов *Lilium* L. // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 7. С. 1045—1055. — *Баранова М. В.* О связи структуры луковиц с экологическими условиями // Тр. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 66. С. 76—90. — *Баранова М. В.* Конспект системы рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1319—1329. — *Барыкина Р. П.*, *Капранова Н. Н.* Онтоморфогенез некоторых видов чубушника // Биол. науки. 1983. № 9. С. 71—76. — *Бочанцева З. П.* Тюльпаны. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 408 с. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Головкин Б. Н.* Переселение травянистых многолетников на Полярный север. Л.: Наука, 1973. 263 с. — *Двораковская В. М.* Температурные условия прорастания семян дальневосточных растений сем. *Liliaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 105. С. 108—110. — *Заливский И. Л.* Лилии. М.; Л.: Сельхозгиз, 1952. 110 с. — *Иванова И. А.* Внутрисеменной рост зародыша у тюльпанов // Бюл. Гл. ботан. сада. 1973. Вып. 90. С. 70—73. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 280 с. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по изучению флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. 183 с. — *Лубягина Н. П.* К биологии прорастания семян кандыка сибирского и гусиного лука низкого // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1974. Вып. 91. С. 72—74. — *Николаева М. Г.*, *Разумова М. В.*, *Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре семенной и плодовой оболочек лилейных в связи с систематикой семейства // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 5. С. 487—495. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—20. — *Седова Е. А.* Некоторые морфофизиологические особенности температурной реакции надземно и подземно прорастающих видов лилий // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1978. № 2. С. 12—16. — *Седова Е. А.* Некоторые морфофизиологические особенности начальных этапов онтогенеза видов рода *Lilium* L. с разным типом прорастания семян // Биол. науки. 1982. № 3. С. 73—79. — *Седова Е. А.* Изучение морфофизиологической реакции эпигеально и гипогеально прорастающих видов лилии на охлаждение в фазе семян и проростков // Вест. МГУ. Сер. 16. Биология. 1986. № 2. С. 38—45. — *Серебрякова Т. И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1971. Т. 76. № 1. С. 105—119. — *Филимонова З. Н.* Морфология проростка и биология сеянцев первого года развития рода *Allium* L. // Узб. биол. журн. 1958. № 6. С. 15—20. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с. — *Цыганкова Л. И.* Биология прорастания семян лилии Глена // Биология и интродукция полезных растений Сахалинской обл. Южно-Сахалинск, 1979. С. 19—20. — *Comber H. F.* A new classification of the genus *Lilium* // The Lily Year Book. 1949. N 13. P. 86—105. — *Hellwig Z.* Byliny w parku i ogrodzie. Warszawa, 1957. 130 S. — *Stebbins G. L.* Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge, 1974. 250 p. — *Synge P. M.* Lilies. London, 1980. 276 p. — *Woodcock H. D., Stearn W.* Lilies of the world. London, 1950. 431 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 I 1989.

SUMMARY

Some age periods of development are distinguished on the base of lilies ontogeny investigation. There are specific morpho-physiological features which charasterize a plant in each age period. Some peculiarities of development common for all species of the genus are revealed. These are: poor embryo differentiation in mature seeds, replacement of the main root by the system of adventive ones in the first months of a seedling life, early bulb formation and geophilia-ability, change of shoot structure and branching type of shoot system, division of leaf organ functions. The sufficient diversity in the course of the development of each species has been marked, together with the features common for the genus *Lilium*. The diversity is revealed by the degree of embryo differentiation in mature seeds, by the type of seed germination, by the peculiarities of seedling's first leaf structure, etc. Evolutionary evaluation of the distinguished features has been done. Some of them may be used as diagnostic ones. The results of the ontogeny investigation allowed to get additional data (growth rhythmical patterns, types of biological curves), which make possible to recognize the pathways of plant structure transformation within the genus *Lilium*.

УДК 581.48 : 582.52

М. Г. Николаева

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ИЗ КЛАССА *LILIOPSIDA*

M. G. NIKOLAEVA. THE CHARACTERS OF SEED GERMINATION OF PLANTS IN THE *LILIOPSIDA* CLASS

Рассмотрены особенности строения и физиологические свойства плодов и семян представителей трех подклассов класса *Liliopsida* по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Прежде всего констатируется, что различные типы покоя семян двудольных и однодольных растений имеют одинаковую природу. Для подкласса А. *Alismatidae* характерны семена с крупным зародышем и сильно редуцированным эндоспермом. Они находятся большей частью в физиологическом покое разной глубины, иногда осложненном тормозящим действием околоплодника. Большинство представителей подклассов D. *Arecidae* и С. *Liliidae* обладают семенами с маленьким недифференцированным зародышем и разными типами морфофизиологического покоя. В последнем подклассе явно выделяются крупные семейства *Orchidaceae* (порядок 22. *Orchidales*) и *Poaceae* (порядок 33. *Poales*). У сем. *Orchidaceae* зародыш хотя и недифференцирован, но эндосперм отсутствует. У большинства видов семена не имеют покоя или он вынужденный, так как семена не прорастают без участия симбиотических грибов — источника необходимых питательных веществ и стимуляторов. Семена растений из сем. *Poaceae* характеризуются мощным крахмалистым эндоспермом и хотя и небольшим, но высоко дифференцированным зародышем. Они, как правило, находятся в неглубоком физиологическом покое.

Обширный класс *Liliopsida* по системе Тахтаджяна (1987) складывается из 4 подклассов, объединяющих 104 семейства, 3 тыс. родов и около 63 тыс. видов. Подклассы состоят из 38 порядков (обозначаемых порядковыми номерами), объединенных в ряд надпорядков. Основным признаком класса является зародыш, у которого одна семядоля. Входящие в этот класс растения являются травами или вторично древовидными формами (Тахтаджян, 1987). Мы располагаем данными различной степени полноты и достоверности о биологии прорастания семян почти для 1/3 семейств (33 из 104) класса (6 семейств из 16, входящих в подкласс *Alismatidae*, 23 из 76, входящих в подкласс *Liliidae*, и 4 из 7 подкласса *Arecidae*).

В таблице приведены сведения о типе плода (Артюшенко, Федоров, 1986), морфологическая характеристика семян (Сравнительная анатомия семян, 1985; Тахтаджян, 1987) и формула покоя семян (Николаева и др., 1985). Классификация типов покоя семян и формулы, обозначающие эти типы, приведены ранее, в частности в одной из предыдущих статей, посвященных анализу связи прорастания семян с систематическим положением растений (Николаева, 1988). Кратко напомним, что типы органического покоя представляют собой случаи задержки прорастания, связанные со структурными или (и) физиологическими свойствами диаспор. Среди них следует различать типы экзогенного покоя, когда торможение прорастания связано с водонепроницаемостью семенной кожуры ($A_ф$) или иными свойствами покровов семени и (или) околоплодника, выраженными слабо (A_1) или сильно (A_2). Типы эндогенного покоя определяются свойствами зародыша — его недоразвитостью или физиологическими особенностями. У семян с недоразвитым зародышем прорастание не может начаться,

Характеристика плодов и семян в семействах класса *Liliopsida*

Надпорядок, № порядка	Семейство	Число родов в семействе	Имеются данные для числа		Плод		Семя			
			родов	видов	тип	вскрывание	зародыш	эндосперм (и перисперм)	кожура	Тип покоя
	Подкласс А. *Alismatidae*									
Butomanae 1.	*Butomaceae*	1	1	1	Многолистовка	В	К	±		В$_2$
Alismatanae 3.	*Alismataceae*	13	3	3	Многоорешек	НВ	К (из)	±	Часто двуслойная	Нет, В$_3$, А$_ф$—В$_2$
Najadanae 5.	*Scheuchzeriaceae*	1	1	1	Многолистовка	В	К	±	Толстая	В$_2$
6.	*Juncaginaceae*	3	1	2	»	В	К	±		В$_{1-3}$
7.	*Potamogetonaceae*	2	1	7	Костянковидный	НВ	К (из)	—		А$_2$—В$_{1-3}$, А$_ф$—В$_1$
10.	*Zannichelliaceae*	4	1	1	»	НВ	К	—		В$_1$
	Подкласс С. *Liliidae*									
Lilianae 13.	*Melanthiaceae*	47	5	8	Многолистовка, коробочка	В	М, ДК	$+^*$	Иногда твердая	Б—В$_1$, БВ—В$_3$, А$_2$—БВ—В$_3$
	Tecophilaeaceae	6—7	1	2	Коробочка	В	ДК	+		В$_{1,\,2}$
	Iridaceae	75—80	11	25	»	В	М, ДК	$+^*$	Иногда твердая	Б, А$_2$—Б, В$_{1-3}$, Б—В$_{1-3}$, БВ—В$_{1-3}$, А$_2$—БВ—В$_3$
	Liliaceae	10	5	40	»	В	М, ДК	+	То же	Б, Б—В$_{1-3}$, Б—В$_3^э$, БВ—В$_{1-3}$
15.	*Hyacinthaceae*	40	5	13	»	В	ДК	+		Нет, Б—В$_{1-3}$, БВ—В$_3$
	Phormiaceae	7	1	1	»	В	К	+	Иногда толстая	В$_1$
	Asphodelaceae	46—50	3	3	»	В	ДК	$+^*$		В$_{1-3}$
	Alliaceae	32	1	24	»	В	К, ДК	$+^*$		Нет, Б, В$_{1-3}$, Б—В$_3$, БВ—В$_{1-3}$
	Agavaceae	10	2	4	Коробочка	В	К, ДК	—(?), П+	Иногда твердая	Нет, А$_ф$
16.	*Asparagaceae*	2	1	3	Ягода		М	+		Б—В$_1$
	Ruscaceae	3	1	1	»		ДК	+		В$_2$
	Convallariaceae	23	5	10	Ягода, коробочка	В	М, ДК	+		Б—В$_3^д$, БВ—В$_3$

17.	*Smilacaceae*	3	1	1	Ягода		М	+*		$А_1$—БВ—В (?)
18.	*Dioscoreaceae*	5	2	10	Ягода, коробочка	В	ДК	+*		Нет, $А_1$ (?), БВ—$В_{1,\ 2}$
	Trilliaceae	4	2	4	Ягода		М	+		Б—$В_3$ (?), Б—$\mathbf{В}_3^ч$
20.	*Alstroemeriaceae*	4	1	2	Коробочка	В	М, ДК	+		БВ—$В_2$
22.	*Orchidaceae*	750	10	>10	Коробочка, ягода	В	М	—	Часто сетчатая	Нет, вынужденный, $А_1$—Б, БВ—$В_1$
Bromelianae 25.	*Bromeliaceae*	51	3	3	Ягода, коробочка	В	М	+**	Иногда твердая	БВ—$В_1$
Zingiberanae 27.	*Musaceae*	2	1	1	Ягода (банан)		ДК	+, П±	Твердая	$А_{1\ (2)}$—БВ—$В_1$
Juncanae 28.	*Juncaceae*	8	2	>5	Коробочка	В	М	+**		Б—$В_1$, $А_1$—Б—$В_1$, БВ—$В_1$
29.	*Cyperaceae*	120	4	57	Семянка, иногда заключена в мешочек	НВ	М	+**		$А_1$—Б—$В_{1-3}$, БВ—$В_{1-3}$, $А_{1,\ 2}$—БВ—$В_{1,\ 3}$
Commelinanae										
31.	*Commelinaceae*	47	1	2	Коробочка	В	М	+**	Утолщена над зародышем	Б—$В_1$
33.	*Poaceae*	900	93	255	Зерновка	НВ	МД	+**	Тесно прилегает к околоплоднику	Нет, $В_{1-3}$, $А_{1,\ 2}$—$В_{1,\ 2}$

Подкласс D. *Arecidae*

Arecanae 34.	*Arecaceae*	212	9	16	Костянка, ягода	НВ	М	+*	Обычно тесно прилегает к околоплоднику	Нет, Б, $А_2$—Б, $А_{1,\ 2}$—Б—$В_1$
Aranae 37.	*Araceae*	110	3	4	Ягода, коробочка	В	ДК, М	+* **, ±, П+	Иногда мясистая	Б—$В_{1,\ 3}$ (?)
	Lemnaceae	6	1	1	Сухой (мешочкообразный)	НВ	К	±		Нет (хранить в воде)
Typhanae 38.	*Typhaceae*	1	1	1	Орешек	В	К	+**, П±	Тесно прилегает к околоплоднику	$В_1$

Примечание: Сокращения: плоды В — вскрывающиеся, НВ — невскрывающиеся; зародыш К — крупный, дифференцированный, ДК — довольно крупный, вероятно, не закончивший дифференциацию, М — маленький, недифференцированный, МД — маленький, дифференцированный, (из) — изогнутый; эндосперм и (или) перисперм (п) — «+» — обильные, «±» — более или менее редуцированные, «—» — отсутствуют; типы покоя — см. текст.* Эндосперм иногда твердый,** Эндосперм крахмалистый, иногда с алейроновым слоем.

пока не завершится его развитие. Этот процесс обычно происходит в набухших семенах в тепле и продолжается иногда очень долго. Такая задержка прорастания определяет тип так называемого морфологического покоя (Б). Типы физиологического покоя связаны с пониженной ростовой активностью вполне дифференцированного зародыша, вызываемой действием особого физиологического механизма торможений (ФМТ). Неглубокий физиологический покой ($В_1$) наблюдается обычно у свежесобранных семян. Он выражается в том, что зародыш не способен прорасти в интактном семени вследствие затрудненного газообмена. Семена, находящиеся в неглубоком покое, легко прорастают при повреждении покровов, особенно в области корешка зародыша. Аналогичное действие оказывают сухое хранение, кратковременная холодная стратификация, проращивание на свету или при переменных температурах и т. д. Нарушению такого покоя способствует также обработка семян гиббереллинами, цитокининами и некоторыми другими стимуляторами. Глубокий физиологический покой ($В_3$) преодолевается, как правило, только под влиянием длительной холодной стратификации. Между этими типами нет резкой границы и нередко наблюдается промежуточный по глубине покой ($В_2$). Очень часто имеет место сочетание недоразвития зародыша со сниженной в разной степени его ростовой активностью, что определяет типы морфофизиологического покоя. У одних видов такие семена прорастают только после двухэтапной стратификации: сначала в тепле, когда происходит развитие зародыша, а затем на холоде, необходимом для устранения действия ФМТ (простой морфофизиологический покой разной глубины, $Б—В_{1-3}$). У других видов и доразвитие зародыша, и прорастание находятся под контролем ФМТ; семена таких видов характеризуются сложным морфофизиологическим покоем, из которого они выходят под действием пониженной температуры ($БВ—В_{1-3}$). Известны более сложные типы морфофизиологического покоя: эпикотильный ($Б—В_3^э$) и двойной ($Б—В_3^д$). В первом случае семена медленно прорастают в тепле, в это время развитие зародыша завершается и появляется корень, побег же начинает расти только после следующего периода холодной стратификации. Во втором случае для начала роста корня также необходим период холода. После того как корень в течение последующего теплого периода вырастет, необходим второй период холода для того, чтобы смог начать рост побег. Такие семена называют двулетними.

Во многих случаях наблюдается сочетание различных факторов торможения прорастания, обусловливающих как экзогенный, так и эндогенный покой. Это так называемые типы комбинированного покоя, обозначаемые соответствующими формулами: $А_1—Б$, $А_ф—Б—В_3$, $А_2—БВ—В_1$ и т. д.

Подкласс А. *Alismatidae* рассматривается Тахтаджяном (1987) как одна из наиболее архаичных групп однодольных, их боковая, слепая ветвь. Виды, входящие в него, являются водными или болотными растениями — яркий пример сочетания экологической и систематической однородности. Наиболее примитивные представители подкласса *Alismatidae* имеют определенные черты сходства с представителями подкласса *Magnoliidae* из порядка 16. *Nymphaeales*. В частности, большинство их образует плод многолистовку, хотя у некоторых плод орешек или костянка. Но в отличие от порядка *Nymphaeales* для всего подкласса *Alismatidae* типичны крупный дифференцированный зародыш, значительная или полная редукция эндосперма и отсутствие перисперма.

Сведения о биологии прорастания семян в рассматриваемом подклассе имеются для 15 видов из 8 родов, принадлежащих к семействам, относящимся к различным порядкам (1. *Butomales*, 3. *Alismatales*, 5. *Scheuchzeriales*, 6. *Juncaginales*, 7. *Potamogetonales* и 10. *Cymodoceales*) из всех трех надпорядков (см. таблицу). Исследованным видам свойствен физиологический покой семян разной глубины ($В_{1-3}$). У *Alisma planta-aquatica* наряду с физиологическим покоем наблюдается водонепроницаемость семенной кожуры ($А_ф—В_2$). У видов рода *Potamogeton* (Teltscherova, S. Hejny, 1973), сильное тормозящее действие оказывает околоплодник (механическое сопротивление росту зародыша — $А_2$—$В_{1-3}$, а также водонепроницаемость — $А_ф$—$В_1$). Но в общем для подкласса *Alismatidae* характерна значительная однородность морфологических и физиологических свойств семени.

У обширного подкласса С. *Liliidae* мы располагаем сведениями о прорастании семян представителей 13 из 21 порядка: семь — из надпорядка *Lilianae*, по одному — из надпорядков *Bromelianae* и *Zingiberanae* и по два — из надпорядков *Juncanae* и *Commelinanae*.

В порядке 13. *Liliales* плоды обычно вскрывающиеся (коробочка, иногда многолистовка), зародыш большей частью маленький, иногда довольно крупный, но недоразвитый. Семена содержат массивный эндосперм, часто твердый, или, как его характеризуют, ороговевший. Сведения о биологии прорастания семян имеются для 75 видов из 22 родов 4 семейств этого порядка. В семействах *Tecophilaeaceae* и *Iridaceae* встречаются виды, у которых семена находятся в физиологическом покое разной глубины ($В_{1-3}$). Для остальных видов этого порядка характерен морфологический (Б) и главным образом морфофизиологический простой (Б—В) и особенно сложный (БВ—В) покой семян.

Большие трудности возникают при проращивании семян видов родов *Iris* (сем. *Iridaceae*) и *Colchicum* (сем. *Melanthiaceae*). Для них наряду с недоразвитием зародыша и ороговением эндосперма характерны твердая семенная кожура со слоем палисадных клеток, а также в некоторых случаях сохранение присемянника, т. е. семена находятся в комбинированном покое. У некоторых видов тормозящее действие покровов сочетается с морфологическим покоем ($А_2$—Б), но у большинства видов ириса покой семян комбинированный морфофизиологический ($А_2$—БВ—$В_3$), для нарушения которого обычно применяется длительная холодная стратификация. Установлено, что у некоторых видов родов *Colchicum* и *Iris* хороший результат дает промораживание или скарификация, иногда с последующей стратификацией. В частности, у семян *Iris halophila* и *I. pumila* удаление или повреждение кожуры заметно повышает всхожесть. Покровы и ороговевший эндосперм настолько затрудняют прорастание семян некоторых видов рода *Iris*, что для целей садоводства было предложено получать проростки путем выращивания изолированных зародышей на искусственной среде (Randolph, Randolph, 1955). До сих пор не выявлены оптимальные условия нарушения покоя семян многих видов родов *Iris* и *Colchicum* и возможность замены длительной предпосевной подготовки какими-либо обработками. Это удалось пока лишь у семян *Iris pseudacorus*, у которых обработка раствором диметилсульфоксида (ДМСО) размягчала кожуру и эндокарпий и вызывала в течение нескольких дней нормальное прорастание от 30 до 70 % семян (Полякова, Тихонова, 1987). Правда, такая обработка семян *I. sibirica* не дала результата.

Несколько особое положение в рассматриваемом порядке занимает сем. *Liliaceae*. В нем широко распространен эпикотильный покой (Б—$В_3^э$): из 25 видов, у которых семена находятся в простом морфофизиологическом покое, у 11 он эпикотильный (виды рода *Lilium*, *Erythronium sibiricum*).

Порядки 15. *Amaryllidales* и 16. *Asparagales* производят от наиболее архаичного в порядке *Liliales* сем. *Melanthiaceae* (Тахтаджян, 1987). У видов, относящихся к 5 семействам порядка 15. *Amaryllidales*, плод коробочка, зародыш в большинстве случаев довольно крупный, хотя эндосперм массивный и иногда твердый. В этом порядке выделяется сем. *Agavaceae*: запасные вещества в семенах входящих в это семейство видов заключены не в эндосперме, а в перисперме. Виды обоих исследованных родов (*Agave*, *Yucca*) являются обитателями тропических и субтропических областей; у них покоя нет или задержка прорастания семян (виды рода *Yucca*) связана с водонепроницаемостью семенной кожуры. У представителей семейств *Phormiaceae* (*Dianella ensifolia*) и *Asphodelaceae* (*Anthericum ramosum*, *Paradisea liliastrum* и др.) семена, которые имеют крупный или довольно крупный зародыш (правда, полнота его дифференциации не ясна) и массивный эндосперм находятся в физиологическом покое разной глубины. Разнообразие типов покоя семян наблюдается в сем. *Alliaceae*: имеются виды, семена которых легко прорастают, и наряду с этим виды с морфологическим, физиологическим и морфофизиологическим покоем семян разной глубины.

Во втором родственном сем. *Melanthiaceae* порядке 16. *Asparagales* имеются данные о представителях трех семейств. Для них характерен плод ягода, реже коробочка, иными словами, ткани околоплодника не оказывают сколько-нибудь существенного тормозящего действия на процесс прорастания. Семена имеют маленький зародыш и массивный эндосперм. Подавляющему большинству видов свойствен простой или сложный морфофизиологический покой (Б—В$_{1-3}$, БВ—В$_3$). При этом у видов рода *Asparagus* (сем. *Asparagaceae*) морфофизиологический покой семян неглубок. В сем. *Convallariaceae*, в частности в родах *Convallaria*, *Polygonatum* и некоторых других, многим видам свойствен глубокий двойной морфофизиологический покой (Б—В$_3^{д}$).

Порядки 17. *Smilacales*, 18. *Dioscoreales* и 20. *Alstroemeriales* во многом сходны с порядком 16. *Asparagales*. У видов рода *Dioscorea* и *Tamus* (сем. *Dioscoreaceae*) семена не имеют покоя или он неглубокий сложный морфофизиологический; не очень глубок он и у семян видов рода *Alstroemeria*. Между тем в сем. *Trilliaceae* у видов рода *Paris*, по-видимому, глубокий морфофизиологический покой семян, а у видов рода *Trillium* — даже двойной.

В рассматриваемом надпорядке *Lilianae* явно выделяется порядок 22. *Orchidales* (сем. *Orchidaceae*). Этому таксону свойственны вскрывающиеся плоды типа коробочка, реже — ягода. Многочисленные семена очень мелкие. Отличие от остальных таксонов состоит в том, что, во-первых, семенная кожура сетчатая и очень тонкая, а во-вторых, при маленьком, совершенно недифференцированном зародыше в семени отсутствует эндосперм. У многих представителей семейства (роды *Calypso*, *Cattleya*, *Epipactis*, *Galeola*, *Odontoglossum*, *Oncidium*, *Phalaenopsis*) семена не имеют органического покоя. Обнаружено, что у некоторых видов не вполне зрелые семена прорастают лучше, чем зрелые. Во многих случаях для прорастания семян и роста протокормов необходима питательная среда (березовый сок или выделения симбиотических грибов) или добавление таких стимуляторов роста, как цитокинины или витамины. Перечисленные особенности строения и прорастания семян позволяют ставить вопрос о выделении порядка 22. *Orchidales* в особый надпорядок.

Надпорядок *Juncanae* имеет сходство с сем. *Asphodelaceae* (порядок 15. *Amaryllidales*). В него входят порядки 28. *Juncales* и 29. *Cyperales*. В первом (роды *Juncus* и *Luzula*) — плод коробочка, во втором (роды *Carex*, *Cyperus*, *Cladium*, *Scirpus*) — невскрывающийся плод семянка, которая иногда (например, у видов рода *Carex*) заключена в мешочек. Представители обоих порядков образуют семена с маленьким зародышем и массивным эндоспермом, обычно богатым крахмалом. Для них характерен простой или сложный морфофизиологический покой. Он сравнительно неглубок у видов из сем. *Juncaceae*. У представителей сем. *Cyperaceae* покой разной глубины, а у видов рода *Carex* он осложнен дополнительным тормозящим действием тканей околоплодника.

Надпорядки *Bromelianae*, *Zingiberanae* и *Commelinanae* имеют общее происхождение с сем. *Agavaceae* (порядок 15. *Amaryllidales*). Порядок 25. *Bromeliales* представлен тремя тропическими видами из сем. *Bromeliaceae* (*Billbergia pyramidata*, *Puya berteroniana* и *Wittrockia superba*). Для них характерен плод коробочка или ягода, а для их семян — маленький зародыш и массивный крахмалистый эндосперм с алейроновым слоем. Семена находятся в неглубоком морфофизиологическом покое (БВ—В$_1$). В порядке 27. *Zingiberales* данные имеются лишь для тропического растения *Musa balbisiana*. Плод банан содержит, согласно «Сравнительной анатомии семян» (1985), семена с довольно крупным зародышем, массивным эндоспермом и остатками перисперма. Покой их также неглубокий морфофизиологический, но прорастание дополнительно затруднено присутствием плотной кожуры ($А_{1\ (2)}$—БВ—$В_1$).

Особого рассмотрения требует надпорядок *Commelinanae*. В него включены три порядка: 31. *Commelinales*, 32. *Restionales* и 33. *Poales*. Для всех них характерны семена с массивным эндоспермом и расположенным сбоку зародышем. Однако представителям порядка 31. *Commelinales*, обитающим в тропических и субтропических областях, обычно свойствен вскрывающийся плод коробочка и семена с маленьким недифференцированным зародышем. По данным W. Kinzel (1920), семена двух видов рода *Tradescantia* (сем. *Commelinaceae*) обладают неглубоким морфофизиологическим покоем. В порядке 32. *Restionales*, куда входят семейства, типичные для южного полушария, плоды чаще всего невскрывающиеся костянковидные, а зародыш также маленький и слабо дифференцированный (Тахтаджян, 1987). Порядок 33. *Poales*, в который входит только обширное сем. *Poaceae*, явно отличается от двух других порядков надпорядка *Commelinanae*. У всех его представителей плод невскрывающийся — зерновка, на которой нередко сохраняются цветковые, а иногда и колосковые чешуи. Зародыши хотя и сохраняют боковое положение и не превышают 1/3—1/2 длины семени, резко отличаются от зародышей растений не только других надпорядков подкласса *Liliidae*, но и от остальных порядков этого надпорядка высокой степенью дифференциации.

Сведения о прорастании семян сем. *Poaceae* имеются более чем для 255 видов из 93 родов, т. е. для 2 % видов (которых всего около 11 000) и 1 % родов (всего 900). Для всех них характерен физиологический покой семян разной глубины с явно выраженным преобладанием видов с неглубоким покоем. В некоторых случаях наблюдается дополнительное тормозящее действие цветковых и колосковых чешуй. Попытка выявить особенности покоя семян у разных родов в пределах семейства, следуя классификации Н. Н. Цвелева (1987), не дала результатов. Так, дополнительное тормозящее действие покровов отмечено у трех видов рода *Aegilops* (*A. kotschyi*, *A. longissima*, *A. ovata*), а у семян трех других видов (*A. cylindrica*, *A. crassa*, *A. squarrosa*) оно отсутствует. Такая же неоднородная картина наблюдается у родов *Phalaris* и *Glyceria*. Комбинированный покой ($А_1$—$В_1$) отчетливо обнаруживается у семян обоих исследованных видов родов *Paspalum* и *Brachiaria*, у *Aristida contorta*, *Saccharum aegyptiacum* и некоторых других представителей различных триб. Промежуточный и глубокий физиологический покой наблюдается у семян видов родов *Brachypodium*, *Zizania*, некоторых видов родов *Stipa* и *Festuca*, а также у *Nardus stricta*, *Milium effusum* и *Molinia caerulea*. У видов родов *Oryzopsis* и *Glyceria* промежуточный покой сочетается с влиянием покровов ($А_1$—$В_2$).

Следует учитывать, что далеко не всегда природа покоя семян злаков и, в частности, влияние покровов правильно выявлены. Наряду с этим отчетливо видно, что глубина физиологического покоя является весьма лабильной величиной. Она нередко определяется не только видовыми, но даже сортовыми различиями (например, у *Oryza sativa* или *Eleusine coracana*), а нередко даже экологическими условиями формирования семян. Так, установлено, что семена культивируемых растений, например *Alopecurus pratensis*, *Festuca rubra* и *F. pratensis*, *Phalaris arundinacea*, *Poa pratensis* и некоторых других, характеризуются менее глубоким покоем, чем семена их дикорастущих экотипов. Более того, известны случаи, когда глубина физиологического покоя варьирует в пределах одного растения и даже колоса. Например, у *Avena sterilis* в верхней зерновке колоска покой семян глубже и удаление чешуй действует слабее, чем в нижней. В свое время было прослежено развитие состояния физиологического покоя в процессе формирования и последующего сухого хранения семян пшеницы (Бычихина, 1925). Оказалось, что незрелые семена (приблизительно в фазе восковой спелости) не имеют покоя и успешно прорастают. По мере наступления зрелости процент семян, способных прорастать, падает, т. е. в них развивается физиологический покой. При дальнейшем хранении сухих семян в тепле они постепенно вновь приобретают способность прорастать быстро и полно. Позднее было установлено, что незрелые семена *Festuca pungens* также прорастают лучше, чем зрелые. Все это может накладывать отпечаток на характеристику способности прорастать испытывавшихся образцов семян.

Наконец, следует сказать, что на семена злаков оказывают стимулирующее действие гиббереллины: из 33 исследованных родов у 28 обработка $ГК_3$ дала положительные результаты. У очень многих видов из сем. *Poaceae* покой семян удается нарушить намачиванием в растворах нитритов и нитратов (у 24 родов из 31 исследованного) и некоторыми другими стимуляторами.

Таким образом, сем. *Poaceae* выделяется в подклассе *Liliidae* и даже в надпорядке *Commelinanae*, в пределах которого имеет много общих черт строения семени с другими порядками. Выделяется оно типом плода, высокой степенью дифференциации зародыша, далеко не достигающего размеров семени, и, наконец, типичным для всего семейства неглубоким физиологическим типом покоя. Однотипностью строения плода и семени, а также типом покоя семян сем. *Poaceae* подобно сем. *Asteraceae* у двудольных. Может быть, злаки следует рассматривать как особый, эволюционно далеко продвинутый надпорядок или даже особый подкласс (подобный подклассу *Asteridae*).

Подкласс D. *Arecidae*, так же как и подкласс A. *Alismatidae*, представляет собой весьма древнюю группу однодольных. Он имеет общее происхождение с подклассами *Alismatidae* и *Liliidae*, но стоит ближе к последнему. В подклассе *Arecidae* 5 порядков в 5 надпорядках. Мы располагаем сведениями о 9 родах пальм из сем. *Arecaceae* (порядок 34. *Arecales*), представителях 4 родов из семейств *Araceae* и *Lemnaceae* (порядок 37. *Arales*) и 1 виде из сем. *Thyphaceae* (порядок 38. *Typhales*).

Все пальмы имеют плод костянку или ягоду и семя с маленьким недифференцированным цилиндрическим зародышем. У большинства видов сем. *Arecaceae*, как и у других тропических растений, в семенах отсутствует физиологический механизм торможения прорастания. Задержка прорастания у них связана с выраженным в разной степени морфологическим покоем и дополнительным слабым или сильным влиянием твердого околоплодника ($А_{1,\ 2}$—Б). Исключение представляют виды, у которых плод ягода; в нашем случае это *Phoenix dactylifera*, семена которого находятся в морфологическом покое (Б). Однако условия произрастания растений накладывают сильный отпечаток на характер прорастания семян. Так, у семян рода *Chamaerops*, собранных на Кавказе, а также у семян *Wachingtonia filifera* из Сев. Америки выявлено существование слабого ФМТ: для них характерен комбинированный морфофизиологический покой ($А_{1,\ 2}$—Б—$В_1$).

Сведения о семенах растений из порядков 37. *Arales* и 38. *Typhales* очень приблизительны. У представителей сем. *Araceae* плод ягода или коробочка, а у *Lemna gibba* (сем. *Lemnaceae*) плод сухой невскрывающийся. В сем. *Typhaceae* (*Typha latifolia*) плод орешек. Степень дифференциации и даже размеры зародыша различны у разных видов: виды рода *Arum* и *Calla palustris* образуют семена с крупным зародышем и массивным эндоспермом; у *Pistia stratioides* из того же сем. *Araceae* зародыш маленький, при этом эндосперм сильно редуцирован, а запасные питательные вещества заключены в обильный перисперм. Семена *T. latifolia* содержат крупный линейный зародыш, окруженный эндоспермом. Семенная кожура представителей рассматриваемых порядков большей частью толстая, но рыхлая, иногда (виды рода *Arum*) содержит слой ослизняющихся клеток (Сравнительная анатомия семян, 1985). Семена исследованных видов находятся, по-видимому, в морфофизиологическом, реже (*T. latifolia*) — в физиологическом покое.

Итак, в основу деления покрытосеменных растений на классы двудольных и однодольных в числе важных положен признак строения семени — число семядолей в зародыше. Во многих других чертах строения семян у растений различных таксонов этих классов обнаруживается много общего. В том числе много общего и в их физиологических особенностях. В частности, рассмотренные особенности прорастания семян представителей однодольных свидетельствуют, что природа различных типов покоя вполне сходна с таковой у двудольных. Исключение, быть может, представляет лишь физический покой. Он встречается у отдельных представителей и даже типичен для некоторых таксонов из класса двудольных, но среди рассмотренных 180 родов однодольных явление водонепроницаемости покровов семени обнаружено только у *Alisma plantago-aquatica* и видов родов *Potamogeton* и *Yucca*.

Класс *Liliopsida* состоит из двух архаичных и сравнительно небольших подклассов *Alismatidae* и *Arecidae* и обширнейшего подкласса *Liliidae*, в который входят таксоны от очень древних до эволюционно далеко продвинутых.

Для подкласса *Alismatidae* типичны невскрывающийся плод орешек и семена с крупным зародышем и сильно редуцированным эндоспермом. Для них свойствен физиологический покой, большей частью промежуточный или глубокий, иногда осложненный тормозящим действием покровов.

Подклассу *Arecidae* свойственны плоды нескольких типов (ягода, костянка и др.), зародыши разной степени развития, но большей частью маленькие, погруженные в обильный эндосперм. Семена большинства видов находятся в неглубоком морфофизиологическом или физиологическом покое, а у тропических представителей подкласса (сем. *Arecaceae*) в морфологическом покое или не имеют его вообще.

В отличие от названных подклассов в подкласс *Liliidae* объединены довольно различные по типу плода и свойствам семян таксоны. В основе подкласса находится надпорядок *Lilianae*. В него входит 21 порядок в разной степени продвинутости. У большинства порядков маленький недифференцированный зародыш и семена с различными типами морфофизиологического покоя. Некоторые виды из семейств *Liliaceae* (порядок 13. *Liliales*), *Convallariaceae* (порядок 16. *Asparagales*) и *Trilliaceae* (порядок 18. *Dioscoreales*) отличаются особенно сложными типами покоя — в первом случае он эпикотильный, а в остальных — двойной. В подклассе явно выделяется порядок 22. *Orchidales*: у многочисленных представителей (около 30 тыс. видов, т. е. почти половина всех видов подкласса) единственного в этом порядке сем. *Orchidaceae* зародыш совершенно недифференцированный, при этом эндосперм отсутствует, а семенная кожура сильно редуцирована. У большинства исследованных видов органического покоя семян нет. Задержка их прорастания обычно связана с отсутствием необходимых питательных веществ и (или) стимуляторов, получаемых от эндофитных грибов.

От порядка 15. *Amaryllidales* (надпорядок *Lilianae*) происходят надпорядки *Juncanae*, *Bromelianae*, *Zingiberanae* и *Commelinanae*. Для большинства их представителей также характерны недоразвитие зародыша и различные типы морфофизиологического покоя. Но в надпорядке *Commelinanae* явно выделяется порядок 33. *Poales*. Он характеризуется высокой степенью структурной и функциональной дифференциации небольшого зародыша. Именно это обстоятельство, по-видимому, имеют в виду R. M. Dahlgren, H. T. Clifford и P. E. Yeo (1985, цит. по: Тахтаджян, 1987), указывая, что зародыш злаков уникален среди однодольных. Для семян злаков довольно обычен неглубокий физиологический покой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., *Федоров Ал. А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 391 с. — *Бычихина Е. А.* Период покоя и дозревание озимых и яровых пшениц. Одесса, 1925. 26 с. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 508—521. — *Николаева М. Г.*, *Разумова М. В.*, *Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Полякова Е. Н.*, *Тихонова В. Л.* Стимуляция прорастания семян ириса болотного // Тез. докл. 8-го Всесоюз. совещ. Вопросы генофонда в семеноведении интродуцентов. М.: Наука, 1987. С. 97. — *Сравнительная* анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Цвелев Н. Н.* Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1987. Т. 37. — *Kinzel W.* Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart, 1920. 187 S. — *Randolf L.*, *Randolf F.* Embryo culture of iris seeds // Bull. Amer. Iris Soc. 1955. Vol. 139. P. 7—17. — *Teltscherova L.*, *Hejny S.* The germination of some *Potamogeton* species from South-Bohemian fishponds // Folia Geobot. Phytotaxon. 1973. Vol. 8, N 3. P. 231—239.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 III 1989.

SUMMARY

An analysis of the types of the so-called organic seed dormancy was conducted in different taxa of the *Liliopsida* class according to the system of A. L. Takhtajan (1987). It is shown that the nature of different types of seed dormancy of dicotyledonous and monocotyledonous plants is identical.

The physiological dormancy of different depths is typical of the subclass *Alismatidae*. The seeds of the most representatives of the subclasses *Arecidae* and *Liliidae* have a small embryo and the state of morphophysiological dormancy. But in the subclass *Liliidae* the orders 22. *Orchidales* and 33. *Poales* are evidently distinguished from the other orders.

The characteristic feature of the order *Orchidales* are the small undifferentiated embryo and the absence of endosperm. The seeds of its species are not dormant or they are characterized by the imposed dormancy: the ability to germinate they obtain only in contact with endophytic mycelium.

For the single family *Poaceae* in the order 33, the seeds with the large endosperm and the small but highly differentiated embryo are typical. Nondeep physiological seed dormancy is observed in most of the species of this family.

УДК 581.526 : 551.8 (282.247.13)

Т. К. Юрковская, Г. А. Елина, В. А. Климанов

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ ЛЕСНЫХ И БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ РЕКИ ПИНЕГИ

(Архангельская область)

T. K. YURKOVSKAYA, G. A. ELINA, V. A. KLIMANOV.
VEGETATION AND PALEOGEOGRAPHY OF FOREST AND MIRE ECOSYSTEMS
ON THE RIGHT BANK OF THE PINEGA RIVER (THE ARKHANGELSK REGION)

Для выявления и объяснения пространственно-временных закономерностей растительного покрова чрезвычайно перспективным оказалось совмещение геоботанических и палеогеографических методов. Этот подход использован нами при анализе становления и развития крупной и сложной болотной системы и окружающих ее лесов. Дополнительную информацию о переломах климатической и гидрологической ситуаций регионального масштаба получали из определенных маркирующих горизонтов торфяной залежи. В числе основных палеогеографических выводов — заключение о равнозначности еловых, березово-еловых и березовых лесов в широкораспространенных ландшафтах волнистых сильно заболоченных моренных равнин от бореала до середины атлантического времени. Абсолютно доминирующими еловые леса в таких условиях становятся лишь с конца атлантического периода.

Большой фактический материал, полученный при изучении современной и прошлой растительности на правобережье Пинеги, притока Северной Двины, анализировался авторами с акцентом на континуум и дискретность растительных выделов в ходе сукцессионного процесса, на причинно-следственные связи между элементами ландшафта.

Данная работа опирается в основном на оригинальные материалы: геоботанические и торфоведческие исследования выполнены Т. К. Юрковской, палеоклиматические реконструкции — В. А. Климановым, спорово-пыльцевой анализ — В. Н. Чачхиани, интерпретация диаграммы и итоговые обобщения проведены Г. А. Елиной.

Болотная система Себболото площадью около 17 км^2 занимает водораздельно-склоновое положение со стоком в р. Пинегу через р. Себу, исток которой находится в центре болота и дренирует южный конец системы. Ряд ручьев, вытекающих из болота, впадает в р. Ежуга. Ручьи северного края системы относятся уже к бассейнам рек Кулоя и Мезени. Район исследования представляет собой волнистую равнину, сложенную горизонтально лежащими осадочными породами каменноугольного и пермского возрастов: известняками, мергелями, доломитами, красноцветными песчано-глинистыми отложениями. Поверхность равнины перекрыта маломощным покровом морены и торфами. На востоке и западе болотную систему окружают другие ландшафты с водно-ледниковыми песчаными отложениями и господством сосновых лесов. Но вокруг Себболота преобладают еловые леса. Коренными плакорными типами леса являются северотаежные ельники зеленомошные водянично-черничные.

Граница подзоны северной тайги проходит значительно южнее исследуемого района. Тем не менее на склонах холмов широко распространены мелкопапоротниковые высокобонитетные ельники с *Gymnocarpium dryopteris* и ельники с участием неморальных элементов (*Lathyrus vernus*, *Stellaria nemorum*, *Paris quadrifolia*, *Daphne mezereum* с разреженным моховым покровом из *Rhytydiadelphus triquetrus*), т. е. близкие по облику и составу к южнотаежным, что связано с карбонатностью подстилающих пород и морены. В логах, вдоль ручьев распространены широкотравные ельники с *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus* и другими видами. В этих лесах часто выражен подлесок из *Ribes nigrum* и *R. pubescens*, местами много *Padus avium*. Характерно значительное участие евро-сибирских видов: *Atragene sibirica* в мелкотравно-черничных ельниках на склонах, *Rubus humulifolius* — в заболоченных еловых лесах, *Ligularia sibirica* — широкотравных, *Paeonia anomala* — на обнажениях известняков и по опушкам вдоль рек.

Леса Пинеги были исследованы Д. Н. Сабуровым (1972), согласно которому данная территория принадлежит Пинежско-Мезенскому ландшафту. Однако с его характеристикой данного ландшафта полностью согласиться нельзя. Сабуров не только неверно трактует распространенные здесь типы болот и их растительность, но ошибочно считает, что флора района бедна и состоит исключительно из гипоарктических и бореальных таежных и болотных видов. Между тем помимо отмеченных выше и других неморальных и бореально-неморальных здесь много арктоальпийских видов, встречающихся на обнажениях (*Dryas octopetala*, *D. punctata*), во влажных ельниках (*Viola biflora*), на болотах (*Bartsia alpina*). Лесостепной вид *Anemone sylvestris* также встречается на обнажениях и на каменистом бечевнике; монголо-сибирский скальный и южноборовой вид *Dendranthema zawadskii* и эндемик северо-востока европейской части СССР *Corispermum algidum* — на песчаных отмелях. Местонахождения их и многих других видов в данном ландшафте отмечены во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977). Ряд редких видов обнаружен на болотах (Юрковская, 1984).

Господствующей породой ельников является *Picea obovata*, встречается и ее гибрид с *Picea abies*. На хорошо дренированных участках по берегам рек и ручьев постоянна примесь *Larix sibirica*. Однако вокруг болотной системы преобладают бедные сфагновые ельники, осоково(*Carex globularis*)-чернично-сфагновые и хвощево-сфагновые. Зеленомошные и сфагновые еловые леса встречаются и внутри болотной системы на небольших болотных островах, разбросанных вдоль северной ее части. Сосновые леса занимают ограниченные площади. Вокруг системы распространены только сосняки сфагновые с господством болотных кустарничков, морошки, пушицы, а в несколько обогащенных местообитаниях — с участием осок (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*) и *Dactylorhiza traunsteineri*.

Очень сложные закономерности распределения растительности на болотной системе определяются как особенностями морфологии и водно-минерального питания массивов, входящих в систему, так и их взаимодействием. Преобладающую часть системы (как бы ее основу) образует болотный массив аапа, занимающий почти весь ее север и проникающий к югу между отдельными болотными массивами верхового типа. Болотные массивы аапа типа формируют и западную часть системы. Вокруг первичного озера на ее западной окраине сформировался плоский травяно-сфагновый мезотрофный болотный массив. В центре и на юго-востоке системы расположены верховые полого- и плосковыпуклые сфагновые верховые болота печорско-онежского типа, находящиеся на разных стадиях развития (рис. 1, *I—VII*). Семь таких массивов, различающихся еще и размерами, возвышаются над аапа болотом и четко от него отграничены. При взгляде на аэрофотоснимок создается впечатление, что они как бы наложены сверху на аапа болото. Любопытно, что все верховые болота составляют непрерывный пространственно-временной ряд не только в отношении стадии развития, но и возраста.

Самый маленький массив (5.4 га) почти весь покрыт однородным растительным покровом (рис. 1, *I*), представленным сосново-кустарничково-сфагновой

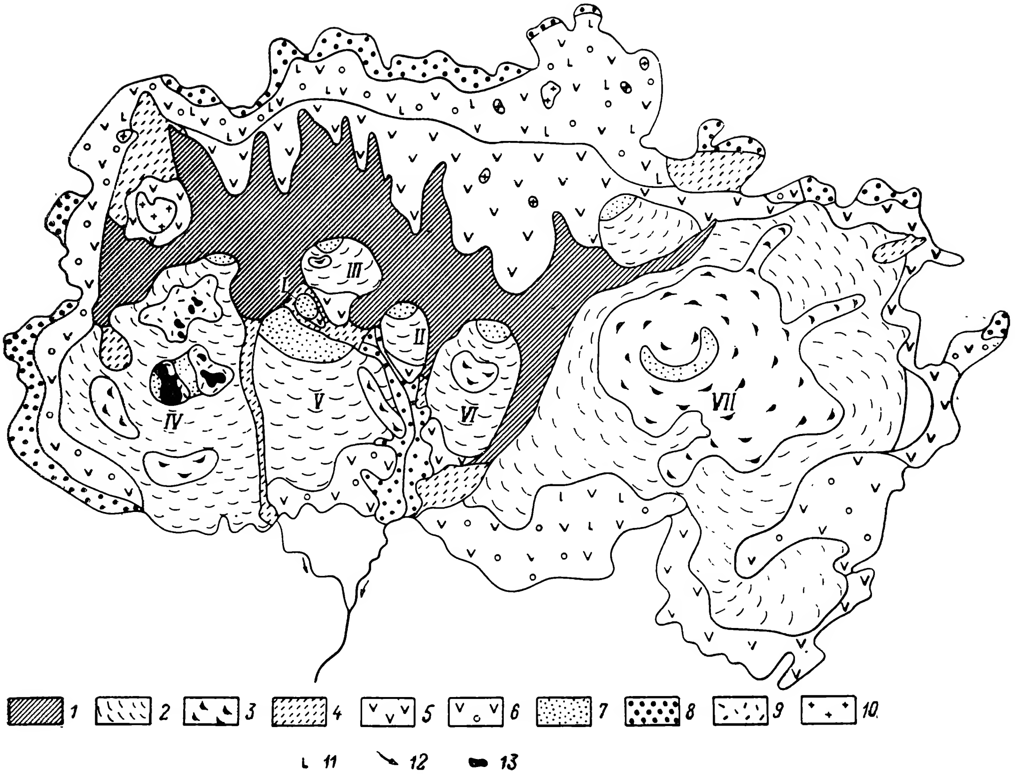


Рис. 1. Картосхема растительности центральной и юго-восточной части болотной системы Себболото.

I—VII — верховые болотные массивы; *1* — гетеротрофные грядово-мочажинно-озерковые; озерково-топяные и грядово-мочажинные комплексы аапа; *2* — грядово-мочажинные олиготрофные комплексы, *3* — регрессивные дистрофные комплексы; *4* — травяные и травяно-гипновые топи; *5* — травяно-сфагновые мезотрофные сообщества; *6* — сосново-травяно-сфагновые и сосново-кустарничково-травяно-сфагновые мезотрофные и мезоолиготрофные сообщества; *7* — мелкомочажинные олиготрофные комплексы с ярусом низкорослой сосны; *8* — сосновый и елово-сосновый заболоченный лес; *9* — травяно-сфагновые приозерные топи; *10* — минеральные острова; *11* — сухостой, *12* — направления течения воды в ручьях и реках; *13* — озера.

ассоциацией (*Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Sphagnum fuscum*). На втором по величине (около 24 га) пологовыпуклом облесенном моховике в центре сформировался хорошо выраженный грядово-мочажинный комплекс — Pinus sylvestris f. litwinowii—Chamaedaphne calyculata—Rubus chamaemorus—Sphagnum fuscum на грядах и Scheuchzeria palustris—Sphagnum balticum в мочажинах (рис. 1, *II*, *2*). Третий массив (32.5 га) расположен между двумя предыдущими (рис. 1, *III*). Почти весь его центр занимают грядово-мочажинные комплексы, в которых мочажины с шейхцерией по *Sphagnum majus* чередуются с мочажинами с пушицей по *S. balticum* и *S. lindbergii*. Вершина массива занята мелкомочажинным неориентированным комплексом. Вблизи вершины встречаются первые признаки деградации и денудации сфагнового покрова (рис. 1, *III*, *3*). Эти явления уже очень характерны для четвертого болотного массива площадью 88 га. Регрессивный комплекс здесь вытянулся по профилю на 300 м (рис. 1, *IV*, *3*). Все гряды на этом массиве, как и на предыдущих, в той или иной степени облесены. Высота сосны наименьшая в регрессивном комплексе и увеличивается к южному и северному краям массива. Мочажины с денудированной поверхностью достигают ширины 20—30 м и имеют очень неравномерный покров, состоящий из фрагментов разных ассоциаций и пятен обнаженного торфа. На грядах *Sphagnum fuscum* оттеснен лишайниками к краям. В покрове гряд и мочажин среди содоминирующих видов появляется *Baeothryon cespitosum*.

Пятый массив (140 га) крупнее всех предыдущих, но более дренирован протекающими вдоль его края ручьями и потому довольно сильно облесен (рис. 1, *V*). Регрессивный комплекс на нем ограничен небольшим участком и имеет форму вытянутой ложбины с разрушенным сфагновым покровом, размытым обнаженным торфом и обилием *Eriophorum russeolum*.

На западе центральной части системы находится очень своеобразный плосковогнуто-выпуклый массив (340 га) с озерно-болотными комплексами, сосредоточенными в верхней части моховика (рис. 1, *VI*). Одни из озер дренируют прилегающие к ним участки болот и окружены сосново-кустарничково-сфагновыми сообществами с участием в покрове багульника, кассандры, пушицы и обилием брусники и черники. Другие озера подтопляют окружающие их участки болота, формируя вокруг себя трудно проходимые травяно-сфагновые топи с *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum majus*, *S. lindbergii*, *Cladopodiella fluitans*, *Drepanocladus fluitans* (рис. 1, *VI*, *9*). Регрессивные комплексы на этом болоте сосредоточены в нижней части склона.

Наконец, всю юго-восточную часть системы занимает верховой массив размером 638 га (рис. 1, *VII*), основная часть которого занята регрессивным комплексом с обилием лишайников на грядах и денудированными мочажинами шириной 25—50 м. На грядах преобладают сообщества ассоциации Pinus sylvestris—Empetrum nigrum—Rubus chamaemorus—Cladina—Sphagnum fuscum. Центр моховика уплощен и несколько вогнут. Его растительность образована сплавинообразным покровом из *Sphagnum papillosum* с примесью *S. lindbergii* и разреженным травяным ярусом из *Drosera anglica*, *Carex limosa* и пятнами *Menyanthes trifoliata*. Состав растительности и верхний слой залежи под ней (1 м), сложенный сфагновым переходным торфом, залегающим на верховых торфах, свидетельствуют о регенерации разрушенного растительного покрова. М. Р. Григялите и А. А. Сейбутис (1969) впервые описали такой вид залежи и назвали его «регрессировавшим». Нам же представляется, что в данном случае это, наоборот, регенерация, восстановление олиготрофного состояния после евтрофицирующего «возмущения», вызванного продолжительной дистрофной стадией развития болота. Об этом писал Л. Я. Смоляницкий (1979, 1981), исследуя данный вопрос с позиций экологии и метаболизма сфагновых мхов выпуклых верховых болот.

Сплавинообразный участок окружен безлесной грядой, к которой примыкает ровная полоса дистрофного ковра с моховым покровом из *Sphagnum compactum*, *S. lindbergii*, *S. papillosum* и редким травостоем из *Carex limosa*, *Eriophorum russeolum*, *E. vaginatum*, *Baeothryon cespitosum*. Ее сменяет относительно дренированный участок лесного кольца с обилием *Pinus sylvestris* f. *wilkommii* и *P. sylvestris* f. *pomorica*, *Chamaedaphne calyculata*, *Baeothryon cespitosum* в травяно-кустарничковом ярусе, *Cladina stellaris* и *Sphagnum fuscum* — в напочвенном покрове (рис. 1, *VII*, *7*). Под этим кольцом резко меняется состав торфяной залежи, значительно сокращается ее глубина; только здесь болото подстилается песком, тогда как всюду под залежью — глины (рис. 2, скв. 15). Есть основание предполагать, что под кольцом находился береговой вал послеледникового водоема или долина его стока. По сравнению с комплексами, развитыми на других массивах системы, мочажины в полосе, примыкающей к лесному кольцу, имеют еще большую протяженность в длину и ширину, возрастают и площади денудированных поверхностей с обнаженным торфом. В нижней части склона располагается грядово-мочажинный комплекс, сменяющийся полосой сосново-осоково-сфагновой мезотрофной ассоциации и заболоченным сосняком (рис. 2).

Торфяные залежи отдельных верховых массивов системы имеют в основном однотипное строение, различаясь по мощности торфяных отложений и строению верхнего пласта в центральной части болот. Максимальные глубины (5 м) отмечены на массивах *VI* и *VII*. Залежь верхового типа. Нижние слои ее образованы древесными и древесно-пушицевыми переходными торфами мощностью не более 50 см; только в наиболее глубоких участках встречается слой хвощевого и кое-где гипнового торфа. Небольшие слои сапропеля отмечены лишь в самых глубоких скважинах на болотах *VI* и *VII*. Основная часть залежи сложена верховыми торфами — фускум, пушицевым, пушицево-сфагновым, сосново-пушицевым и др. Верхние пласты (до глубины 1.5 м) под комплексами образованы фускум торфом (под грядами) и сфагновым мочажинным (под мочажинами).

Болотные массивы аапа типа, расположенные в северной и западной частях системы, относятся к онежско-печорскому типу, их растительность и залежь были описаны ранее (Юрковская, 1980). Кратко можно сказать, что на них преобладают грядово-мочажинно-озерковые комплексы с господством *Sphagnum papillosum* и *S. magellanicum* на грядах (с *Carex lasiocarpa*, *Baeothryon cespitosum*, *Betula nana*), мочажины образованы травяными (*Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*), травяно-гипновыми (*Drepanocladus exannulatus*) и травяно-сфагновыми (*Sphagnum jensenii*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum russeolum*) сообществами (рис. 1, *1*). Залежь аапа болота низинного и переходного типов, максимальная ее глубина 3—5 м. Преобладают осоковые, вахтовые и шейхцериевые низинные торфы, а также сфагновые переходные. Наиболее глубокие небольшие участки заполнены гипновым, вахтовым и хвощевым торфом, а основная часть, как и в верховых болотах, подстилается низинными и переходными торфами.

Спорово-пыльцевой анализ, выполненный в разрезе из центра самого стадийно старого верхового массива (рис. 2, скв. «*c*»), отражает достаточно полную серию смен растительности конца позднеледниковья и голоцена (рис. 3). При интерпретации диаграммы и реконструкции зональной и локальной растительности голоцена использованы не только традиционные методы (палинология, радиохронология, анализ макро- и микроостатков в торфе), но и метод реконструкции водного режима болот голоцена, предложенный авторами (Елина, Юрковская, 1986). Он основан на придании основным торфообразующим остаткам растений количественных значений (по десятибалльной шкале) с учетом экологических свойств этих растений. Использовав процентное соотношение остатков растений в каждом образце торфа и присвоенные растениям баллы оценки их водного режима, получили показатели индекса влажности и уровней грунтовых вод (УГВ) в каждом материнском сообществе. Сопоставление индекса влажности болота с природно-климатическими параметрами региона, полученными с помощью палинологии, радиохронологии и информационно-статистического метода (Климанов, 1976), свидетельствует о значительной синхронности тех и других кривых, а следовательно, об объективном отражении изменений гидротермического режима в соответствующие периоды голоцена (рис. 3).

Спорово-пыльцевые спектры поэтапно реконструировались лишь после внесения соответствующих поправочных коэффициентов (Никифорова, 1978; Елина, 1981) и сведений по субрецентным спектрам из исследованного района. Реконструкции природно-климатических характеристик были выполнены от молодого дриаса (DR_3, древний голоцен) и до настоящего времени.

В DR_3, фрагментарно представленном в разрезе, происходило отложение озерных суглинков, а в пребореале (PB) — сапропеля. Крупные мелководные водоемы того времени были окружены мелкокустарниково(*Betula nana*, *Salix* sp.)-моховыми тундрами, перемежающимися с перигляциальными комплексами. Последние были представлены в основном несомкнутыми зарослями из *Artemisia* sp., *Eurotia ceratoides*, *Salsola kali*, *Salicornia herbacea*, *Atriplex nudi-*

caulis, *A. praecox*. Постепенное увеличение пыльцы водных растений (*Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton* sp., *Alisma* sp.) примерно на уровне лимнотельматического контакта (глубина 4.61 м) свидетельствует об активном зарастании водоемов. Три последовательных пика пыльцы трав в РВ: урути (глубина 4.7 м), злаков (глубина 4.61 м), осок и хвощей (глубина 4.61—4.5 м) демонстрируют отдельные этапы смен сообществ водных растений на водно-болотные.

Укороченность циклов смен в DR_3 и РВ говорит о неустойчивом характере гидрологического режима и перерывах в осадконакоплении. В РВ-периоде тундровые и перигляциальные сообщества постепенно сменяются березовым редколесьем, а мелководный водоем перестает существовать, уступив место евтрофно-мезотрофным травяно-моховым болотам. Бореальному (ВО) периоду также соответствуют фрагментарные отложения и укороченные спектры. В первой половине ВО по-прежнему доминировали редкостойные березняки в сочетании с топяными хвощево-осоковыми евтрофными и осоково-сфагновыми мезотрофными болотами. К середине ВО-периода березовые леса становятся более сомкнутыми, близкими к современным северотаежным; ель уже присутствует во втором ярусе березняков или образует островные популяции с примесью березы.

В стратиграфии торфа пребореально-бореального возраста мы видим резкую смену переходных сфагновых торфов на верховые топяные, а затем ковровые фускум. Используя актуалистический метод, мы можем воссоздать характер материнской растительности, отложившей эти разнородные слои торфа.

1. Глубина 4.61 м: торф хвощевый переходный, образован скорее всего ценозом пятнистого строения, где редкие небольшие повышения были сложены *Sphagnum angustifolium*, *S. warnstorfii*, обширные топи — *Phragmites australis* и *Equisetum fluviatile*.

2. Глубина 4.60 м: торф хвощево-сфагновый переходный — ценоз хвощево-моховой топяной. Среди мхов содоминировали сфагновые (*Sphagnum teres*, *S. warnstorfii*, *S. balticum*) и зеленые (*Calliergon stramineum*) мхи.

3. Глубина 4.50 м: торф сфагновый переходный — ценоз травяно-сфагновый, где сфагновые мхи становятся уже эдификаторами. Это прежде всего *Sphagnum teres*, а затем *S. warnstorfii* и частично *S. balticum*. Травяной ярус угнетен и представлен *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum polystachion*.

4. Глубина 4.39 м: торф сфагновый топяной верховой — ценоз пушицево-сфагновый, где эдификатор — *Sphagnum balticum*, соэдификатор — *S. angustifolium*.

5. Глубина 4.23 м: торф сфагновый верховой фускум — ценоз кустарничково-пушицево-сфагновый с абсолютным доминированием *Sphagnum fuscum* и небольшой примесью *Polytrichum* sp.

О чем может свидетельствовать эта явная дискретность в сукцессии? Совершенно ясно — о перерывах в осадконакоплении. Они происходили в результате гибели существующих ранее ценозов под влиянием, видимо, резкой смены гидрологического режима болота, явившегося следствием то повышения, то понижения базиса эрозии. После таких катастроф, вероятнее всего регионального плана, требовалось определенное время на установление стабильности функционирования вновь распространившихся сообществ. Очень маленький прирост торфа в ВО-периоде (0.4 против 1.2 мм/год)[1] определялся не столько неблагоприятными условиями для торфонакопления, сколько перерывами в этом процессе, которые могли составлять от 100 до 500 лет.

Атлантический (АТ) период, который характеризуется уже последовательно полными спорово-пыльцевыми спектрами, достаточно уверенно разделяется на три подпериода. Специфичность спорово-пыльцевых комплексов АТ-периода (как и всей диаграммы), состоящая в почти абсолютном преобладании пыльцы березы в древесных спектрах, вызывает необходимость более подробного объяснения при ее интерпретации.

---

[1] Прирост торфа в болотах Карелии северотаежной подзоны в ВО-периоде составлял в среднем 1.2 мм/год, с колебанием от 0.7 до 1.4 мм/год, что было больше, чем во все другие периоды (Елина и др., 1984).

Из небольшого числа опубликованных работ по голоцену северо-востока европейской части СССР следует, что уже в бореале начинают доминировать еловые леса (Плешивцева, 1973; Хомутова, 1978; Никифорова, 1982). По другим представлениям (Серебряный, 1974), в ВО-периоде в северной тайге ель была распространена лишь в виде разреженных островных популяций. Границу ареала сомкнутых ельников Л. Р. Серебряный проводит вблизи изучаемого региона.

По нашим данным, еловые леса становятся доминирующими на всей территории северо-востока только в атлантическое время, причем уже в ранге южнотаежных.

Имеем ли мы противоречие литературных данных с показаниями приведенной в настоящей статье диаграммы? В целом нет, несмотря на ее специфичность. Хотя с контакта AT_1/AT_2 видна отчетливая тенденция к увеличению пыльцы ели и некоторому снижению — березы, последней все же пренебрегать нельзя. Но необходимо помнить и о размерах болотной системы, которая в началу АТ-периода составляла уже примерно 4 км^2. Вероятно, тогда еще не было сплошной и компактной болотной системы, а существовали лишь разрозненные массивы, окруженные заболоченными лесами. Такое предположение основано на характере придонных слоев торфа, сложенных в основном древесными видами, и значительной выровненностью территории. Поэтому мы имеем основание допустить, что зональный характер спектров был нарушен локальными и сублокальными элементами, среди которых велика была роль березы. Поскольку суходольные леса находились от точки отбора палинологических образцов на расстоянии 2—5 км, ясно, что в спектрах количество пыльцы ели было в 3—4 раза меньше по сравнению со спектрами образцов, взятых под пологом елового леса. Для наглядности приводим соотношение пыльцы основных древесных пород в спектрах атлантического времени и их количество (тоже в %) с учетом поправок.

Процентное соотношение пыльцы древесных пород в АТ-периоде и субрецентные спектры из района исследования

Порода	В диаграмме (рис. 3)			С учетом поправок			Субрецентные спектры	
	AT_1	AT_2	AT_3	AT_1	AT_2	AT_3	верховое болото	ельник сфагновый
Picea	8	15	20	23	45	62	7	39
Pinus	5	5	10	5	5	10	32	24
Betula	80	70	65	70	45	20	61	21
Quercetum mixtum (Qm)	0.8	1.2	2.1	1—2	4—5	6—8	—	—

Если учесть собственные и литературные данные (Никифорова, 1978) по субрецентным спектрам, а также особенности распространения пыльцы и спор в крупных водоемах (Бердовская, Хомутова, 1985), которым до определенной степени (в отношении площади) можно уподобить изученную нами болотную систему, тогда приведенные в таблице спектры реконструируются уже в иные сочетания. Можно утверждать, что в AT_1 преобладали елово-березовые и еловые среднетаежные леса, в AT_2 — еловые южнотаежные сложные, в AT_3 — широколиственно-еловые подтаежные. Березовые леса в течение всего АТ-периода имели некоторое значение в качестве зональных, но более всего береза была распространена на мезотрофных болотах — предшественниках современных аапа. Вполне вероятно, что береза входила также в состав древостоя еловых южнотаежных лесов.

При такой интерпретации общие тенденции динамики зональной растительности становятся сравнимыми с известными в литературе (Нейштадт, 1957; Плешивцева, 1973; Хомутова, 1977, 1978; Никифорова, 1980), отличаясь по своим количественным характеристикам.

Развитие болота в AT-периоде, судя по непрерывности накопления спорово-пыльцевых спектров и стратиграфии торфа, происходило спокойно по законам эндогенных сукцессий. Смены пушицево-сфагновых олиготрофных ценозов на пушицевые и древесно-пушицевые были следствием изменений гидрологического режима внутри болотной экосистемы, создаваемых в основном самой растительностью. Это подтверждается и незначительным колебанием индекса влажности в течение всего AT-периода (рис. 3).

Суббореальный период (SB) вновь характеризуется фрагментарными укороченными спектрами и резкими скачками УГВ на болоте. Последнее видно и в стратиграфии торфа, где прослеживаются два перерыва в торфонакоплении: на глубинах 1.87 и 1.55 м. В первом случае в результате снижения УГВ на месте погибших пушицево-сфагновых (*Sphagnum fuscum*) сообществ через определенное время сформировались сосново-пушицево-сфагновые (*S. fuscum*, *S. angustifolium*, *S. balticum*). Во втором случае столь же резко сфагновые гидрофильные сообщества (*S. balticum*) сменились пушицево-сфагновыми мезопсихрофильными (*S. fuscum*). Разница индексов влажности в обоих случаях превышает 3 (рис. 3).

Перерыв в торфонакоплении на контакте AT/SB был синхронен существенным изменениям и в зональной лесной растительности. В спорово-пыльцевых спектрах древесных пород они слабо отразились, видимо, из-за неполноты спектров. Но есть другие показатели этих изменений; среди них — заметное увеличение спор папоротников и плаунов, что может свидетельствовать о некотором изреживании лесов и снижении производительности пыльцы деревьев. В целом же по характеру спектров можно сделать вывод о восстановлении доминирующего значения широколиственно-еловых лесов, на смену которым вскоре приходят еловые южнотаежные. Судя по обилию пыльцы березы, можно сказать, что береза по-прежнему была широко распространена на мезотрофных болотах, но также доминировала в березовых заболоченных лесах, примыкающих к нему. В конце суббореала несколько увеличивается роль пыльцы сосны, которая происходила или из сосняков травяно-сфагновых, окружавших болота, или из сосняков зеленомошных, приуроченных к хорошо дренируемым вершинам холмов. Повышение роли заболоченных лесов подтверждается увеличением спор хвощей. А так как в торфах аапа болот этого времени сообщества с хвощами не представлены, можно предположить, что появились заболоченные леса с хвощем в наземном ярусе.

Качественно новый этап в развитии болота наступает в SB_3. Об этом говорит ряд факторов: в стратиграфии торфа видны смены топяных сфагновых торфов на ковровые, а затем на мочажинные; в спектрах — резкое увеличение пыльцы эрикоидных кустарничков. Все это можно трактовать как появление и распространение грядово-мочажинных комплексов, где на грядах доминировали кустарничково-сфагновые сообщества.

В субатлантическом (SA) периоде господствующими становятся ельники среднетаежные (SA_1), а затем — сосново-еловые и березово-еловые северотаежные леса (SA_2). Уменьшение роли березы на болотах было определено двумя факторами: распространением комплексности на аапа и верховых болотах и олиготрофизацией периферийных сообществ. На верховых болотах абсолютно доминирующими становятся грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы, усиливается деградация и денудация растительности. Последнее подтверждается снижением обилия пыльцы эрикоидных кустарничков и практически полным исчезновением спор сфагнов, место которых заняли бриевые мхи.

Дополнительную информацию мы получили благодаря реконструкции палеоклиматических параметров голоцена. В настоящее время климат континентальный, однако подвержен деятельности циклонов и влиянию арктических вторжений воздуха. Среднегодовое количество осадков 650—700 мм. В холодный период (с ноября по март) выпадает около 250 мм, а в теплый (апрель—октябрь) — 400—500 мм. Число дней со снежным покровом 180—190, высота снежного покрова 60—70 см. Изотерма среднегодовой температуры (около 0 °С) проходит немного западнее района исследования, а изотерма —1 °С — уже за Мезенью. Среднемесячная изотерма января (—14 °С) прямо пересекает Себболото. Для января, как и вообще для зимних месяцев, характерен западно-восточный перенос, и изотермы направлены почти параллельно с запада на восток. Средняя температура июля +15 °С. Для летних месяцев характерен перенос воздушных масс с севера на юг, в этом направлении изменяются и изотермы июля (Агроклиматические ресурсы . . ., 1971).

По палинологическим данным с помощью информационно-статистического метода (Климанов, 1976) были восстановлены температуры января, июля, среднегодовые и осадки, начиная с молодого дриаса и до современности (рис. 3). Метод основан на статистической связи между современными климатическими условиями и современными спорово-пыльцевыми спектрами. На основе принципа актуализма эти связи переносятся в прошлое. Так как по разрезу имеется только одна ^{14}C датировка, реконструирование изменений климатических характеристик рассмотрено по периодам голоцена, выделенным по спорово-пыльцевым спектрам и приведенным выше.

Холоднее всего было в позднедриасовое время. Температуры июля тогда были ниже современных на 4—6°, января — на 12—14°, года — на 6—8°, осадков за год выпадало меньше примерно на 200 мм. После этого отмечается увеличение количества осадков и направленное потепление, на фоне которого выделяется небольшое похолодание. Так, в пребореальное потепление температуры июля были ниже современных на 3—4°, января — на 5—7°, года — на 3—4°, осадков было меньше на 100—150 мм. В PB отмечается и похолодание с температурами ниже названных на 1—2°.

К ВО-периоду (над датировкой 8800±80 лет назад) приурочен экстремум потепления, который можно, по-видимому, считать оптимумом бореала. Он датируется примерно временем 8500 лет назад. Температуры июля тогда приблизились к современным, января — были ниже всего на 1—2°, а года — на 1—1.5°. Количество осадков также стало близким к современному. После этого потепления последовало похолодание, относящееся к границе ВО/АТ: температура июля понизилась на 1°, января — на 2—3°, года — на 1—2°, осадков стало меньше примерно на 50 мм.

На протяжении АТ-периода отмечается несколько потеплений и похолоданий. В AT_1 температуры были близки к современным или превышали их на величину до 1°. Отклонения осадков составляло от 0 до +50 мм. В середине АТ-периода превышение температуры достигало +2°, осадков — 50—100 мм. Для AT_2- и AT_3-периодов характерен максимум потепления и увеличение годовой суммы осадков: температура июля была выше примерно на 3°, января — на 2—2.5°, года — на 2—3°, осадков было больше на величину до 100 мм.

На границе АТ- и SB-периодов отмечено похолодание, которое фиксируется по всей территории северной Евразии (Хотинский, 1977). Температура июля тогда была близка к современной, января — ниже примерно на 2°, года — до 1°, количество осадков близко к современным.

Отсутствие радиоуглеродных датировок затруднило расчленение на периоды горизонтов торфяника как по спорово-пыльцевым данным, так и по полученным после реконструкций климатическим колебаниям. Это можно связать с неравномерностью торфонакопления и выпадением отдельных слоев, что и привело к пропуску некоторых климатических циклов и экстремумов.

В сложившейся ситуации по спорово-пыльцевой диаграмме и палеоклиматическим реконструкциям выделен бесспорный максимум суббореального потепления, в которое все температуры были выше современных примерно на 2°, а осадков было больше на 50 мм. После этого потепления происходит некоторое похолодание и уменьшение осадков. Но максимум этого похолодания скорее всего выпал из-за отсутствия спорово-пыльцевых данных.

В начале SB-периода температуры июля еще были выше современных на 1—2°, января и года — примерно на 1°, количество осадков было близко к современному. Затем, судя по самой верхней части разреза, произошло похолодание, которое, вероятно, можно отнести к малому ледниковому периоду последнего тысячелетия. Тогда все температурные показатели были ниже современных примерно на 1°, а осадков выпадало меньше на 50 мм.

В целом на протяжении всего голоцена отмечается четкая тенденция потепления и увеличения количества осадков от DR_3 до климатического оптимума AT-периода, затем следуют похолодание и уменьшение осадков. При потеплении происходило в основном увеличение осадков, а при похолоданиях — их уменьшение.

В заключение есть смысл еще раз подчеркнуть некоторые события и явления в палеогеографии района исследования, дав им комплексную оценку. Если верно утверждение, что уровень воды в озерах отражает гидрологическую обстановку в регионе, а значит, косвенно и количество осадков в каждое данное время (Пуннинг, Раукас, 1985), то подобные же рассуждения мы применили и к болотам, хотя и с большим количеством оговорок. При этом акцент делали на такие параметры стратиграфии торфяной залежи, как дискретный и континуумный ход наслоений торфа; наличие слоев со свойствами, резко отличными от выше- и нижележащих; полный или фрагментарный характер спорово-пыльцевых спектров и отложений. Близкие параметры приводит также М. Илометс (1981, 1986). Он выделяет из всех показателей такие, как скорость и частота смен растительных сообществ. В случае их синхронности он считает возможным коррелировать их с изменениями региональных природных факторов.

Кроме приведенных показателей залежи мы привлекали и другие. Так, очень информативным оказался анализ динамики влажности на болоте (рис. 3), благодаря которому получены «прямые» сведения об изменениях гидрологического режима на верховых болотах и косвенные — для окружающих суходолов. Сопоставив ход кривой индекса влажности и кривых температуры и осадков, видим синхронные или асинхронные их «движения». Одновременно использовали метод расчета прироста торфа (Елина и др., 1984), благодаря чему были скоррелированы одновозрастные слои торфа всех разрезов.

Исходя из приведенных предпосылок и факторов посмотрим, какие же изменения в торфяной залежи изученной болотной системы можно сопоставить с климатическими, приведя их в ранг маркирующих горизонтов (реперов). Наиболее отчетливые реперы (рис. 3) отражают дискретность в сменах торфов и соответственно перерывы в осадконакоплении. Они являются показателями заметного давления климатических и гидрологических факторов, определивших резкие экзогенные сдвиги в сукцессионном процессе растительности болот. Поиск и выявление таких реперов в стратиграфии торфяных залежей в значительной степени решают проблему установления взаимосвязи условий осадконакопления и природных факторов. Наши данные хорошо согласуются с утвердившимися представлениями о быстром потеплении в пребореале (Пуннинг, Раукас, 1985), которое происходило при относительно меньшем (в сравнении с современностью) количестве осадков. Результат — резкое завершение озерной стадии многих мелководных позднеледниковых водоемов и активизация заболачивания. Мелевшие озера заполнялись сплавинообразными сообщест-

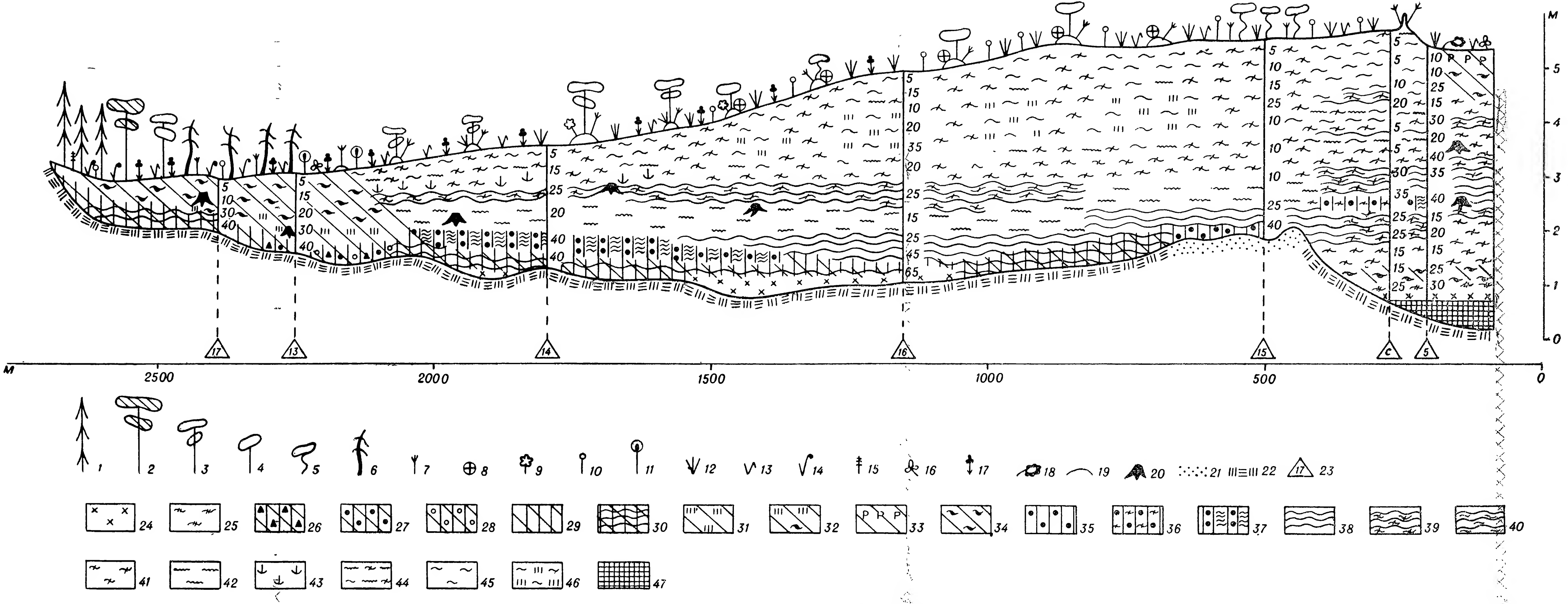


Рис. 2. Профиль болотного массива VII системы Себболота.

1 — ель, *2—6* — сосна: *2* — *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *3* — *P. sylvestris* f. *litwinowii*, *4* — *P. sylvestris wilkommii*, *5* — *P. sylvestris pomorica*, *6* — сухостой, *7* — *Chamaedaphne calyculata*, *8* — *Empetrum nigrum*, *9* — *Rubus chamaemorus*, *10* — *Eriophorum vaginatum*, *11* — *E. polystachyon*, *12* — *Baeothryon cespitosum*, *13* — *Carex limosa*, *14* — *C. rostrata*, *15* — *Equisetum fluviatile*, *16* — *Menyanthes trifoliata*, *17* — *Scheuchzeria palustris*, *18* — *Drosera anglica*; *19* — гряда, *20* — пень, *21* — песок, *22* — глина, *23* — скважины торфяных разрезов.

Низинные торфы: *24* — хвощевый, *25* — терес. Переходные торфы: *26* — еловый, *27* — сосновый, *28* — березовый, *29* — древесный, *30* — древесно-пушицевый, *31* — шейхцериевый, *32* — шейхцериево-сфагновый, *33* — папиллозум, *34* — сфагновый. Верховые торфы: *35* — сосновый, *36* — сосново-сфагновый (*S. fuscum*), *37* — сосново-пушицевый, *38* — пушицевый, *39* — пушицево-сфагновый (*S. fuscum*), *40* — пушицево-сфагновый мочажинный, *41* — фускум, *42* — магелланикум, *43* — ангустифолиум, *44* — комплексный, *45* — сфагновый мочажинный, *46* — шейхцериево-сфагновый, *47* — сапропель. 1—20 даны без масштаба. Цифры в колонках обозначают степень разложения торфа, %.

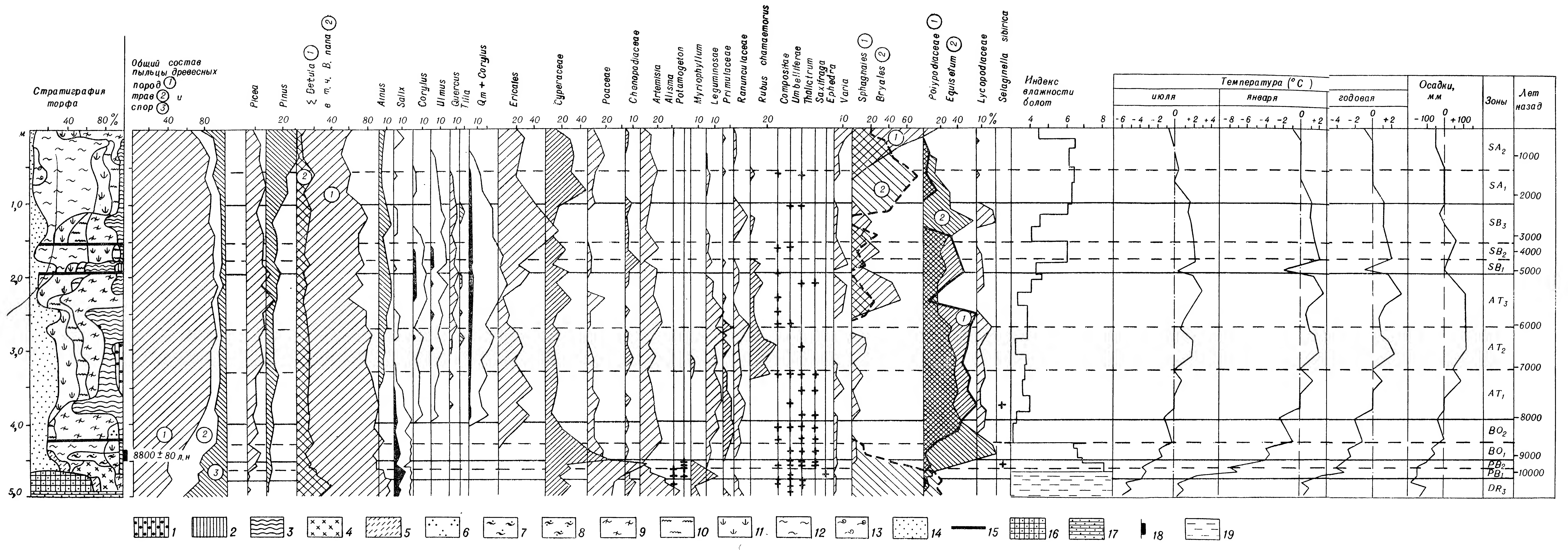


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма и палеоклиматические параметры.

1—13 — растительные остатки в торфе: *1* — сосна, *2* — древесные остатки, не определенные до вида, *3* — пушица, *4* — хвощ, *5* — гипновые мхи, *6* — *Polytrichum*, *7* — *Sphagnum teres*, *8* — *S. warnstorfii*, *9* — *S. fuscum*, *10* — *S. magellanicum*, *11* — *S. angustifolium*, *12* — *S. balticum*, *13* — *S. majus*; *14* — гумусовое вещество (кривая по контакту с растительными остатками — степень разложения торфа), *15* — перерывы в торфонакоплении, *16* — сапропель, *17* — суглинок, *18* — место отбора образца на радиоуглеродный анализ, *19* — время существования озер.

Зак. 1949

вами, наступавшими и по поверхности зеркала воды, и по дну. В данном случае почти максимальный индекс влажности (7—8.5) не противоречит малому количеству осадков.

Посмотрим далее, о чем говорит перелом кривой индекса влажности болота на контакте BO_1/BO_2. Нельзя не связать это с экстремумом потепления около 8500 лет назад и с континентальностью климата, когда амплитуда между летними и зимними температурами была наибольшей (Хотинский, Савина, 1985). Фактически это был достаточно хорошо выраженный бореальный оптимум, не выявленный в более западных районах европейской части СССР (Хотинский, 1982). Но по-видимому, в числе определяющих факторов можно назвать и общее снижение базиса эрозии на окружающей территории. В пользу последнего свидетельствуют и некоторые показатели спорово-пыльцевых спектров (рис. 3): максимум спор хвощей, минимум бриевых мхов и полное исчезновение пыльцы гидрофитов и, конечно, характер напластования торфов, где видна их дискретность. О хорошем дренаже при постоянном притоке поверхностных и грунтовых вод говорит и наличие древесных придонных торфов позднебореального возраста в генетических центрах болотной системы.

Вторая активная волна заболачивания относится к середине AT_2-периода, которым датированы почти все придонные слои древесных торфов аапа болот (стратиграфические разрезы см.: Юрковская, 1980). Этому способствовали оптимальный характер гидротермических условий и уменьшение континентальности климата. Правда, по количественным показателям (пыльцы, а по ней и климата) термический максимум привязан на диаграмме к AT_3-периоду; видимо, это результат релаксационного разрыва, т. е. запаздывания смен растительности при изменении климата, которое может достигать 100 лет (Пуннинг, Раукас, 1985). Мы склонны считать, что термический максимум объединяет AT_2 и AT_3, разделенные по контакту заметным похолоданием.

Еще одно, на первый взгляд, несоответствие показателей температуры и осадков с индексом влажности отмечено в SB_2-периоде. Запаздывание смен растительности верховых болот примерно на 500 лет не должно удивлять, если учесть высокую автономность крупных по площади болот, на «раскачку» которой естественно нужна значительная сила внешнего воздействия.

Таким же образом экзогенные сукцессии, имеющие гидро- и климатогенное начало, стали «пусковым» механизмом в формировании грядово-мочажинных, а затем и грядово-озерковых комплексов и предопределили качественно новое направление в развитии аапа и верховых болот.

Анализ всех фактических данных дает основание сделать заключение не только о локальных, но и региональных палеогеографических процессах в ландшафтах северотаежных еловых и елово-березовых лесов, сочетающихся с аапа и верховыми болотами, на крупноволнистых моренных равнинах. Установившееся в последние годы представление о бореальном доминировании еловых лесов на северо-востоке европейской части СССР расходится с полученными данными. Можно уверенно сказать, что в бореале еловые, березово-еловые и березовые леса были примерно равнозначны, причем не только на территории северной, но и средней тайги. В ландшафтах, где велика была роль болот и заболоченных лесов, еловые леса становятся абсолютно доминирующими лишь в AT_3-периоде. А такие ландшафты на северо-востоке в это время составляли не менее 30 % площади в северной тайге и примерно 15—20 % — в средней. Инвазия сосновых лесов относится уже к SB- и даже SA-периодам. Но вряд ли их было много; скорее всего большая часть пыльцы сосны имеет локальное (болотное и приболотное) происхождение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Архангельской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 136 с. — *Бердовская Г. Н.*, *Хомутова В. И.* Применение спорово-пыльцевого анализа при решении вопросов палеолимнологии в гумидных и аридных зонах // Палеолимнология озер в аридных и гумидных зонах. Л.: Наука, 1985. С. 141—170. — *Григялите М. Р.*, *Сейбутис А. А.* Регрессировавшие залежи болот Литвы // Тр. АН ЛитССР. Сер. Б. 1969. Т. 3 (58). С. 267—272. — *Елина Г. А.* Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 160 с. — *Елина Г. А.*, *Кузнецов О. Л.*, *Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем в голоцене. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Елина Г. А.*, *Юрковская Т. К.* Верховые болота на левобережье Северной Двины // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 7. С. 958—970. — *Елина Г. А.*, *Юрковская Т. К.* Методы реконструкции водного режима болот голоцена // Методы исследования озерных отложений в палеоэкологических и палеоклиматических аспектах: Тез. докл. Вильнюс: Изд-во ВГУ, 1986. С. 26—28. — *Илометс М.* Некоторые аспекты изучения динамики накопления торфа на верховых болотах Эстонии // Новые методы в геологии Эстонии. Таллинн, 1981. С. 20—35. — *Илометс М. А.* Роль эндо- и экзогенных факторов на пространственно-временную динамику развития верхового болота // Изучение озерно-болотных формаций в целях палеогеографических реконструкций: Тез. докл. Таллинн, 1986. С. 42—44. — *Климанов В. А.* К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1976. № 2. С. 92—98. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 403 с. — *Никифорова Л. Д.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги северо-востока европейской части СССР // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 3. С. 868—888. — *Никифорова Л. Д.* Некоторые вопросы изменения природной среды и торфообразования на севере Русской равнины // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 155—177. — *Никифорова Л. Д.* Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154—162. — *Плешивцева Э. С.* Палинологическая характеристика поздне- и послеледниковых отложений Северо-Двинской впадины // Палинология голоцена и маринопалинология. М.: Наука, 1973. С. 23—27. — *Пуннинг Я. М.-К.*, *Раукас А. В.* Палеогеография позднечетвертичного времени Северной Европы // Итоги науки и техники. Сер. Палеогеография. М.: ВИНИТИ, 1985. 215 с. — *Сабуров Д. Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с. — *Серебряный Л. Р.* Миграция ели на востоке и севере Европы в поздне- и послеледниковое время // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1974. Т. 41. С. 13—23. — *Смоляницкий Л. Я.* Метаболизм верховых болот в связи с проблемой их взаимоотношений с лесными экосистемами // Болота и болотные ягодники. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. С. 21—31. — *Смоляницкий Л. Я.* Метаболическая организация выпуклых олиготрофных болот // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий. Минск: Наука и техника, 1981. С. 206—210. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 312 с. — *Хомутова В. И.* Современные и ископаемые спорово-пыльцевые спектры озер Кубенское и Лача // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода севера европейской части СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 71—77. — *Хомутова В. И.* Пыльца и споры в донных отложениях озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1978. С. 236—254. — *Хотинский Н. А.* Голоцен северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с. — *Хотинский Н. А.* Палеоэкологические реконструкции природной среды голоцена (модель современного межледниковья) // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука, 1982. С. 123—127. — *Хотинский Н. А.*, *Савина С. С.* Палеоклиматические схемы территории СССР в бореальном, атлантическом и суббореальном периодах голоцена // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1985. № 4. С. 18—34. — *Юрковская Т. К.* Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа болот северо-востока европейской части СССР // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 18—42. — *Юрковская Т. К.* Местонахождение некоторых растений на болотах Архангельской области // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 10. С. 1411—1414.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск,
Институт географии АН СССР,
Москва.

Получено 19 I 1988.

SUMMARY

A combination of geobotanic and paleogeographic methods proved to be highly perspective in elucidating and explaining spatial-time patterns of the vegetation cover. We used this approach to analyse the formation and development of the large and complex mire system and its surrounding forests. The additional information on the turning-points of a climatic and hydrological situation was provided by markers of the peat deposit. One of the main paleogeographic conclusions is that spruce, spruce-birch and birch forests were equivalent to each other in the widespread landscapes of undulating, heavily paludified moraine plains from the Boreal to the middle of the Atlantic times. Under such conditions spruce forests became absolutely predominant only since the end of the Atlantic period.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.33 : 620.187

Т. А. Плющ

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ALLIUM-ТИПА У *CONVALLARIA MAJALIS* (*CONVALLARIACEAE*)

T. A. PLYUSHCH. ALLIUM-TYPE EMBRYO-SAC ULTRASTRUCTURE IN *CONVALLARIA MAJALIS* (*CONVALLARIACEAE*)

В зародышевом мешке *Convallaria majalis* сразу после формирования клетки яйцевого аппарата недифференцированы. В ядрах содержится относительно большое количество конденсированного хроматина, в цитоплазме много митохондрий, меньше пластид, хорошо развитый цистерноидный ЭР, активность аппарата Гольджи низкая. Центральная клетка и антиподы по структуре ядер и цитоплазмы во многом аналогичны клеткам яйцевого аппарата. При созревании зародышевого мешка в синергидах формируется нитчатый аппарат, изменяется структура их ядер, в яйцеклетке происходит типичная поляризация. В обоих типах клеток уменьшается плотность распределения митохондрий и цистерн ЭР. Яйцеклетка имеет больше крахмала и менее активный аппарат Гольджи, чем синергиды. После оплодотворения в зародышевом мешке наблюдается своеобразное расположение клеток на микропилярном полюсе: зигота примыкает базальным концом к сохранившейся синергиде, а не к оболочке зародышевого мешка. При этом на стенке зиготы, смежной с сохранившейся синергидой, формируются выросты. В зиготе аккумулируется большое количество липидов. Не обнаружены цистерны ЭР. В сохранившейся синергиде, напротив, липидов очень мало, в цитоплазме развивается трубчатый ЭР, отсутствующий в зиготе и первичной клетке эндосперма, а также не отмеченный в клетках зародышевого мешка до оплодотворения. В первичной клетке эндосперма липидов так же мало, как и в сохранившейся синергиде, однако в пластидах очень много крахмала. Элементы ЭР не выявлены. Ультраструктура антипод в этот период не исследована.

Для выявления особенностей ультраструктуры зародышевого мешка Allium-типа было проведено ее исследование у *Scilla sibirica*, *Nicotiana rustica* и *Convallaria majalis*. Результаты, полученные на первых двух видах, представлены нами ранее (Плющ, 1989в). Ниже описывается ультраструктура клеток зародышевого мешка *C. majalis* на двух стадиях развития до оплодотворения и одной после него. (Светооптические данные по зародышевому мешку *C. majalis* содержатся в работе H. Stenar (1941)).

Материал и методика

Фрагменты завязей *Convallaria majalis* L. фиксировали 3%-ным раствором глутарового альдегида и затем 2%-ным раствором OsO_4 при температуре 6 °C. Материал заключали в эпон. Срезы исследовали в электронном микроскопе JEM-100B. Морфометрический анализ электроннограмм проводили по методике Е. В. Киселевой с соавт. (1974).

Результаты исследования

Стадия I. Зародышевый мешок с недифференцированным яйцевым аппаратом.

После завершения клеткообразования в зародышевом мешке яйцевой аппарат недифференцированный (табл. I, *1*). Его три клетки полностью окружены тонкими полисахаридными оболочками (0.075 мкм), содержащими редкие плазмодесмы. Крупные вакуоли в клетках отсутствуют, ядра располагаются в центре. Ядра округлые с нуклеоплазмой средней электронной плотности, содержат довольно большое количество конденсированного хроматина. В ядрышке, в одних зародышевых мешках, фибриллярный и гранулярный компоненты распределены равномерно, в других — гранулярного больше на периферии, а фибриллярного — в центре. Гиалоплазма средней электронной плотности. Рибосомы представлены моносомами (400 в 1 мкм^2). Эндоплазматический ретикулум (ЭР) (5.9 %) составлен многочисленными узкими длинными цистернами, которые ориентированы параллельно друг другу (табл. I, *2*). Основной объем цитоплазмы занимают митохондрии (18.3 %), пластид значительно меньше (1.1 %). В митохондриях, как правило, матрикс низкой электронной плотности, единичные мелкие (диам. 0.03 мкм) кристы располагаются по периферии органеллы. Пластиды имеют строму средней электронной плотности, одиночные тилакоиды. Иногда встречаются пластиды с чашевидными инвагинациями. Некоторые срезы пластид содержат крахмальные зерна. Аппарат Гольджи характеризуется низкой активностью. Диктиосомы состоят из 5—6 очень узких прямых цистерн, отчленяют небольшое число электронно-прозрачных пузырьков (диам. 0.06 мкм). Липидных капель мало (0.8 %).

В центральной клетке почти весь ее объем занимает крупная центральная вакуоль. Полярные ядра содержат много конденсированного хроматина, в микропилярном ядре глыбки конденсированного хроматина более мелкие, чем в халазальном ядре. Цитоплазма сосредоточена вокруг полярных ядер. Приблизительные парциальные объемы органелл в цитоплазме следующие: митохондрий — 18 %, пластид — 0.8, ЭР (цистерноидный) — 4, липидных капель — 1.9 %. Пластиды заполнены крахмальными зернами (обычно их 4—5). Крахмала в центральной клетке больше, чем в остальных клетках зародышевого мешка. Плотность рибосом на халазальном полюсе выше, чем на микропилярном, на микропилярном она такая же, как в клетках яйцевого аппарата.

Антиподальный аппарат представлен тремя мелкими уплощенными клетками (табл. I, *3*). Клетки окружены тонкими (0.05 мкм) оболочками с малочисленными плазмодесмами, последние отсутствуют в оболочке зародышевого мешка, окружающей антиподы. Крупных вакуолей в антиподах нет. Удлиненные лопастные ядра располагаются в центре антипод и занимают значительный объем клетки. Ядра имеют нуклеоплазму средней электронной плотности, содержат небольшое количество конденсированного хроматина. Плотность рибосом (моносом) высокая (680 в 1 мкм^2). Цистерны ЭР (4.5 %) многочисленные, длинные (табл. I, *4*). Основные органеллы в цитоплазме — митохондрии (18.2 %) с матриксом средней электронной плотности и умеренным числом узких (диам. 0.02 мкм) крист. В пластидах (0.8 %) внутренняя мембранная система представлена одиночными короткими тилакоидами и трубочками мелкого (0.02 мкм) и среднего (0.04 мкм) диаметра, содержимое трубочек мелкого диаметра — средней электронной плотности, более крупного диаметра — электронно-прозрачное. Одиночные срезы пластид содержат крахмал. Липидных капель в цитоплазме приблизительно 3.6 % ее объема.

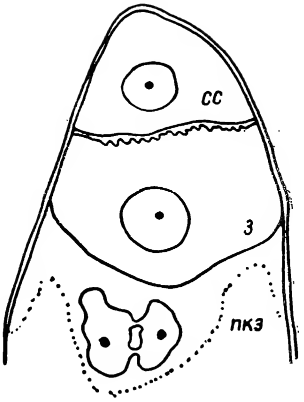
Стадия II. Зародышевый мешок с дифференцированным яйцевым аппаратом.

При созревании зародышевого мешка организация клеток яйцевого аппарата изменяется. Полисахаридные оболочки утоньшаются, толщина их по всей поверхности клеток одинаковая (0.05—0.06 мкм). В синергидах формируется нитчатый аппарат. Первоначально в нитчатом аппарате центральные участки более электронно-плотные, чем периферические, очевидно, за счет большей концентрации в первых фибриллярного материала, из которого состоит нитчатый аппарат. Позднее почти весь нитчатый аппарат очень высокой электронной плотности (табл. I, *5*) с мелкими вкраплениями менее электронно-плотного вещества. Интересно, что плазмалемма синергиды не примыкает к нитчатому аппарату, а располагается на расстоянии от него. Между нитчатым аппаратом и плазмалеммой находится электронно-прозрачная зона с прожилками фибриллярного материала. Дифференциация клеток яйцевого аппарата связана не только с формированием в синергидах нитчатого аппарата, но и развитием вакуома, а также с типичной поляризацией клеток и изменением структуры ядер синергид. В клетках яйцевого аппарата формируются крупные вакуоли. В яйцеклетке крупная вакуоль занимает базальную половину клетки, ядро из центра перемещается в апикальный конец клетки. В синергидах ядро занимает центральное положение, под ним в апикальном участке находится крупная центральная вакуоль (в синергидах крупная центральная вакуоль формируется позднее, чем в яйцеклетке). Ядра клеток дифференцированного яйцевого аппарата характеризуются разной хроматизацией. В ядре яйцеклетки, как и прежде, можно наблюдать довольно большое количество конденсированного хроматина. В ядре синергид конденсированного хроматина мало, т. е. степень его хроматизации ниже, чем на более ранней стадии развития синергид. По многим признакам ультраструктура цитоплазмы яйцеклетки и синергид сходна. И в яйцеклетке, и в синергидах плотность рибосом средняя (400 в 1 мкм^2). Эндоплазматический ретикулум хорошо развит — длинные узкие цистерны ЭР многочисленны, однако они занимают меньший парциальный объем в цитоплазме, чем ранее (1.2 %). Плотность распределения митохондрий в цитоплазме умеренная (5.6 %). Митохондрии с электронно-прозрачным матриксом или матриксом средней электронной плотности, число крист также варьирует. Пластиды (0.9 %) с хорошо развитой внутренней мембранной системой. Встречаются срезы пластид с большим числом узких длинных тилакоидов, пересекающих органеллу вдоль. На других срезах пластид длинные тилакоиды единичны, но в строме много трубчатых элементов. В синергидах единичные срезы пластид содержат крахмальные зерна. В яйцеклетке их больше. Еще один отличительный признак ультраструктуры цитоплазмы яйцеклетки и синергид: активность аппарата Гольджи в синергидах также выше, чем в яйцеклетке.

Стадия III. Зародышевый мешок после оплодотворения.

Зигота полностью окружена полисахаридной оболочкой. Поверхность контакта зиготы и центральной клетки расположена перпендикулярно продольной оси зародышевого мешка (см. рисунок). На базальном полюсе зигота примыкает к сохранившейся синергиде и, по всей видимости, не контактирует с микропилярным участком оболочки зародышевого мешка. Клеточная оболочка зиготы, смежная с сохранившейся синергидой, несет выросты, напоминающие нитчатый аппарат (табл. II, *1*, *2*). Ядро зиготы располагается в ее апикальном конце (большая часть клетки занята крупной вакуолью), содержит умеренное количество конденсированного хроматина. Плотность рибосом (моносом) умеренная. Цитоплазму занимают митохондрии (8.6 %), пластиды (6.8 %), диктиосомы (0.23 %), липидные капли (13.1 %) и многочисленные мелкие вакуоли, иногда с электронно-плотным содержимым в центре. Элементы ЭР не обнаружены. Крахмал в пластидах отсутствует (табл. II, *3*).

В сохранившейся синергиде нитчатый аппарат имеет своеобразную структуру, иную, чем до оплодотворения. Он лишен выростов и по сути представляет собой значительно утолщенную оболочку, в которой центральная электронноплотная часть погружена в фибриллярное дисперсно-распределенное вещество средней электронной плотности. Поверхность этого вещества, граничащая с плазмалеммой синергиды, ровная. Ядро сохранившейся синергиды располагается в центре, крупные вакуоли в клетке отсутствуют. Хроматизация ядра сохранившейся синергиды почти такая же, как ядра зиготы, только глыбки конденсированного хроматина более рыхлые. В цитоплазме плотность распределения митохондрий (7.4 %) и пластид (2.9 %) умеренная. Пластиды без крах-



Микропилярная часть зародышевого мешка *Convallaria majalis* после оплодотворения.

з — зигота, *пкэ* — первичная клетка эндосперма, *сс* — сохранившаяся синергида.

мала. Цистерноидный ЭР не развит. Значительный парциальный объем цитоплазмы занимает агранулярный трубчатый ЭР (табл. II, *4*), отсутствовавший в цитоплазме синергид неоплодотворенного зародышевого мешка, а также не отмеченный в зиготе и первичной клетке эндосперма. Диктиосомы в сохранившейся синергиде встречаются часто (0.4 %). Цистерны диктиосом прямые, отчленяют немногочисленные мелкие (диам. 0.05) и крупные (диам. 0.1 мкм), преимущественно электронно-прозрачные пузырьки. Одновременно в цитоплазме локализовано огромное количество пузырьков (диам. 0.075—0.12 мкм) с электронно-плотным фибриллярным содержимым. В сохранившейся синергиде присутствует небольшое количество кристаллического белка, но почти нет липидов (0.1 %).

В первичной клетке эндосперма вблизи зиготы располагаются частично слившиеся полярные ядра (ядро спермия не наблюдали). Они имеют электронно-плотную нуклеоплазму и содержат очень мало конденсированного хроматина. Небольшое количество цитоплазмы окружает ядра. Плотность распределения митохондрий в цитоплазме первичной клетки эндосперма такая же, как и в других клетках зародышевого мешка (7.1 %). В пластидах (12.7 %) очень много крахмала (табл. II, *5*). Много диктиосом (0.3 %), отчленяющих электронно-прозрачные пузырьки (диам. 0.1 мкм). Цистерны ЭР не различимы. Липидные капли встречаются редко (0.8 %).

Антиподы в зародышевом мешке после оплодотворения не исследованы.

Обсуждение

Проведем сравнение ультраструктуры клеток зародышевого мешка Allium-типа (до оплодотворения, с дифференцированным яйцевым аппаратом) у *Scilla sibirica*, *Nicotiana rustica* (Плющ, 1989в) и *Convallaria majalis*. У *S. sibirica* яйцевой аппарат имеет типичное строение (Банникова, Плющ, 1982). Полисахаридные оболочки присутствуют только в базальных частях клеток, их апикальные концы окружены одними плазмалеммами. В синергидах формируется нитчатый аппарат. В яйцеклетке среди органелл цитоплазмы преобладают митохондрии и пластиды, ЭР и аппарат Гольджи умеренно развиты. Для синергид характерно большее, чем в яйцеклетке, развитие ЭР и высокоактивный аппарат Гольджи. У *N. rustica* яйцевой аппарат имеет почти такое же строение, как у *S. sibirica* и многих других растений. В то же время у *N. rustica* нитчатый аппарат в синергидах не образуется. У *C. majalis* яйцевому аппарату свойственна несколько иная структура, чем у *S. sibirica* и *N. rustica*. У *C. majalis* клетки по всей поверхности окружены полисахаридными оболочками, правда, очень тонкими. Синергиды, как и синергиды *S. sibirica*, содержат нитчатый аппарат, но этот признак — один из немногих, отличающих у *C. majalis* синергиды от яйцеклетки. По ультраструктуре цитоплазмы эти клетки различаются очень незначительно. Только в синергидах отмечены большая активность аппарата Гольджи и наличие меньшего количества крахмала, чем в яйцеклетке. Степень развития ЭР в этих клетках приблизительно сходная.

Что касается антипод *S. sibirica*, *N. rustica* и *C. majalis*, то если не иметь в виду их форму, очень различную у этих растений (шаровидные антиподы у *S. sibirica* или уплощенные у *C. majalis*), и степень вакуолизации (крупные вакуоли обнаружены только у *N. rustica*), а рассматривать структуру их ядер и цитоплазмы, то можно полагать, что антиподы *S. sibirica*, *N. rustica* и *C. majalis* имеют сходное строение — их ядра содержат умеренное количество конденсированного хроматина, цитоплазма в достаточной степени насыщена органеллами и рибосомами, каждая из органелльных систем (митохондрии, пластиды, ЭР, диктиосомы) хорошо развита.

Не обнаружено каких-либо существенных различий и в ультраструктуре цитоплазмы центральной клетки этих видов растений, но их ядра различаются содержанием конденсированного хроматина. Оно наибольшее у *C. majalis* и наименьшее у *S. sibirica*. Специфической чертой центральной клетки *N. rustica* является наличие на ее оболочке, смежной с оболочками клеток яйцевого аппарата, выростов, которые, по-видимому, все же формируются до оплодотворения зародышевого мешка.

Таким образом, можно считать, что ультраструктура клеток зародышевого мешка Allium-типа у *S. sibirica*, *N. rustica* и *C. majalis* в основных чертах подобна, различия не являются существенными. Тем не менее черты сходства, обнаруживаемые в ультраструктуре клеток зародышевого мешка этих растений, нельзя рассматривать как характеризующие именно зародышевый мешок Allium-типа, так как аналогичную ультраструктуру клеток можно наблюдать в зародышевых мешках других типов развития у других растений (Банникова, Плющ, 1982; Willemse, Went, 1984).

При исследовании ультраструктуры тетраспорического зародышевого мешка Peperomia-типа у *Peperomia blanda* нами (Плющ и др., 1987) было обнаружено, что для всех его клеток характерны низкая плотность распределения рибосом, чрезвычайно слабое развитие ЭР и аппарата Гольджи, в клетках яйцевого аппарата (слабодифференцированного) — малочисленные митохондрии и пластиды. Все это свидетельствовало о пониженной метаболической активности клеток зародышевого мешка *P. blanda* и привело нас к предположению, подтверждаемому некоторыми данными литературы, о том, что причиной, которая могла бы обусловить трансформацию моноспорического зародышевого мешка Polygonum-типа в тетраспорический зародышевый мешок Peperomia-типа (мы придерживаемся точки зрения, что би- и тетраспорические зародышевые мешки являются производными моноспорического зародышевого мешка) в процессе эволюции, могла быть общая пониженная метаболическая активность семяпочки. И как компенсация этому — развитие тетраспорического зародышевого мешка, который в энергетическом отношении более экономичен, чем моноспорический, так как образуется при меньшем числе делений ядер и без цитокинеза в ходе мейоза. Чтобы проверить, является ли данное предположение справедливым и для других растений с тетра- или биспорическими зародышевыми мешками, было проведено их электронно-микроскопическое исследование у ряда видов (данные ультраструктуры в определенной мере позволяют судить не только о биохимических реакциях, протекающих в клетке, но и об уровне ее метаболической активности). В том числе была исследована ультраструктура тетраспорического зародышевого мешка Fritillaria-типа у 4 видов — *Lilium regale*, *Lilium candidum* (Плющ, 1987), *Tamarix kotschyi* (Плющ, 1989а), *Rudbeckia hirta* (Плющ, 1989б). В ультраструктуре клеток зародышевого мешка *L. regale*, *L. candidum* и *G. lutea* были обнаружены черты, могущие свидетельствовать об их пониженной метаболической активности. У *L. regale*, *L. candidum*, *G. lutea* в клетках яйцевого аппарата, а у *L. regale*, *L. candidum* и в антиподах ЭР и аппарат Гольджи слабо развиты, как и у *P. blanda*. В то же время было показано, что для клеток зародышевого мешка *T. kotschyi* и *R. hirta* характерна высокая насыщенность органеллами цитоплазмы и рибосомами, в синергидах и антиподах хорошо развиты ЭР и аппарат Гольджи, что свидетельствует не о низкой метаболической активности клеток зародышевого мешка этих растений, а, напротив, о высокой. Иными словами, были получены противоречивые данные, которые не подтверждают предположения о том, что причиной преобразования моноспорического зародышевого мешка в би- или тетраспорический явилось снижение метаболической активности семяпочки растений (в процессе эволюции). Также при исследовании ультраструктуры биспорического зародышевого мешка Allium-типа у *S. sibirica*, *N. rustica*, *C. majalis* не обнаружено признаков пониженной метаболической активности их клеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., *Плющ Т. А.* Ультраструктура яйцевого аппарата зародышевого мешка покрытосеменных растений // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 6. С. 81—87. — *Киселева Е. В.*, *Шилов А. Г.*, *Христолюбова Н. Г.* Методы оценки основных стереологических параметров // Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР. 1974. С. 33—53. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 582—598. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Tamarix kotschyi* Bunge до и после оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1989а. Т. 46, № 1. С. 64—69. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*) до и после оплодотворения // Бот. журн. 1989б. Т. 74, № 7. С. 932—940. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) и *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*) // Бот. журн. 1989в. Т. 74, № 11. С. 1598—1602. — *Плющ Т. А.*, *Банникова В. П.*, *Гвилава М. Н.* Морфометрический анализ ультраструктуры цитоплазмы клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* (*Asteraceae*), *Epilobium hirsutum* (*Onagraceae*) и *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1074—1079. — *Stenar H.* Über die Entwicklung des Embryosackes bei *Convallaria majalis* L. // Bot. Notis. 1941. Hf 1. S. 123—128. — *Willemse M. T. M.*, *Went J. L. van.* The female gametophyte // Embryology of Angiosperms // Ed. B. M. Johri. Berlin: Springer—Verlag. 1984. P. 159—196.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 6 VI 1988.

УДК 582.542 : 581.522.4 (571.1) : 581.48

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Н. К. Шохина

РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ *HIEROCHLOË AUSTRALIS* (*POACEAE*)

N. K. SHOKHINA. REPRODUCTIVE ABILITY OF *HIEROCHLOË AUSTRALIS* (*POACEAE*)

Изучена семенная продуктивность факультативного апомикта *Hierochloë australis* ($2n=14$) в интродукционном эксперименте. Выявлена возрастная динамика семенной продуктивности вида и зависимость ее от погодных условий года. Проведена оценка полноценности семян по морфологии и жизнеспособности. Выяснено влияние погодных условий на глубину покоя и долговечность семян. Определены хромосомные числа семенного потомства.

Согласно последней таксономической обработке рода *Hierochloë* (Цвелев, 1976), в пределах СССР встречается 6 видов. *H. australis* (Schrad.) Roem. et Schult. — единственный диплоид ($2n=14$) среди представителей полиплоидного комплекса *Hierochloë* умеренной зоны Северного полушария (Stebbins, 1984). На фоне обширного голарктического ареала рода этот вид занимает узкий ареал, ограниченный Центральной Европой (Meusel et al., 1965). На восточном пределе ареала образуется «язык», вдающийся в центральную Белоруссию до Минска (Козловская, Парфенов, 1972). Вид встречается изредка в лесостепи на Волыни, в западных лесных районах Украины, в Прибалтике и на севере Ленинградской обл., на Карельском перешейке. Н. А. Миняев (1966, 1969) считает *H. australis* горным среднеевропейским элементом и относит его к реликтовым комплексам конца даниглициала, начала и середины готигляциала. Вид произрастает на лесных полянах, в разреженных лесах: на севере — в сосновых и еловых с примесью листопадных деревьев или без них, на юге — в буковых лесах (Weimarck, 1971; Козловская, Парфенов, 1972).

Сведений по семенной продуктивности вида в литературе обнаружить не удалось. Особенности микро-, мегаспорогенеза и гаметофитогенеза у *H. australis* исследовал G. Weimarck (1967, 1971, 1973). Он на основании цитоэмбриологических данных и результатов хроматографического анализа спиртовых экстрактов листьев (Weimarck, 1970) отнес *H. australis* к факультативным апомиктам, способным образовывать зародышевые мешки — редуцированные Polygonum-типа и нередуцированные Hieracium- и Antennaria-типов. По данным Weimarck, мужской мейоз у этого вида обычно нормальный, но встречались и нарушения. Семенная продуктивность вида не была им оценена. Weimarck, определяя жизнеспособность зерновок в течение нескольких месяцев, обнаружил, что в образце, собранном в ГДР, проросло 3 % зерновок, в образце из Финляндии — ни одной. Низкую способность к прорастанию семян у этого вида и других таксонов *Hierochloë* Weimarck связывает с апомиктическим способом образования семян. Однако влияние апомиксиса на репродуктивный потенциал видов, как отмечает А. Л. Тахтаджян (1970), изучено слабо.

Нами в интродукционном эксперименте проведено сравнительное изучение репродуктивной способности таксонов *Hierochloë* видового и внутривидового рангов (Шохина, 1971, 1976, 1977, 1985). В задачи данной работы входили изучение возрастной динамики семенной продуктивности вида, выявление зависимости ее от погодных условий года, а также оценка полноценности семян и выяснение влияния погодных условий на глубину покоя и долговечность семян, определение хромосомных чисел семенного потомства.

Материал и методы

Район интродукции находится за пределами естественного ареала вида в умеренно прохладном и умеренно увлажненном агроклиматическом районе (Агроклиматический справочник. . ., 1959). Почвы экспериментального участка Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Академии Наук СССР (ЦСБС СО АН СССР) — серые лесные слабооподзоленные (Дьяконова, 1975). Семена *H. australis* были собраны на территории Березинского заповедника Л. А. Ставровской и переданы мне для изучения, за что я выражаю ей глубокую признательность. В августе 1977 г. семена прорастили в чашках Петри, затем растения посадили в ящик и весь зимний период они росли в теплице. В мае 1978 г. 57 особей *H. australis* высадили на экспериментальный участок на делянку площадью 15 м^2 плотностью 4 растения на 1 м^2. Фенологические наблюдения проводили согласно руководству «Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях» (1966). Семенную продуктивность изучали по методу Т. А. Работнова (1960). Анализировали все побеги у всех плодоносящих растений, за исключением 1980 г., когда было проанализировано всего 100 побегов из-за большой потери семян от осыпания. Диссеминация в этот год продолжалась не более суток. Потенциальная продуктивность побега равна числу колосков, так как колосок содержит один семязачаток. Реальную семенную продуктивность оценивали по числу зерновок. Процентное отношение реальной продуктивности к потенциальной, согласно «Методическим указаниям. . .» (1980), называется коэффициентом продуктивности и соответствует проценту фертильности, по терминологии генетиков и зарубежных авторов.

Полноценность семян оценивали по морфологии зерновок, массе 1000 семян и жизнеспособности. Зерновки взвешивали через 7 месяцев после уборки по

100 шт. в 8—20-кратной повторности. Размер семени определяли как среднее из 25 измерений. При морфологическом анализе размягченные в воде зерновки просматривали под микроскопом МБС-1 в количестве 100—300—500 шт. в зависимости от обилия материала. Жизнеспособность семян определяли проращиванием. В связи с небольшим количеством семена, полученные из Березинского заповедника, замачивали 4 ч в воде, просматривали под микроскопом МБС-1, не нарушая покровов, затем проращивали их в условиях лаборатории. Семена репродукции ЦСБС проращивали в условиях естественного колебания суточной температуры в год репродукции и после 1—5-летнего хранения в лаборатории. Семена на проращивание закладывали ежегодно 31 июля через 32 (1979 г.), 45 (1980 г.), 53—54 дня (1981, 1982) после отделения от материнских растений. Проращивали зерновки в чашках Петри на кварцевом песке без заделки, на свету. Проба содержала 100 семян, повторность трехкратная. Длительность проращивания — год.

Числа хромосом определяли в клетках корневой меристемы проростков семян репродукции 1979, 1980 гг. Предобработку проводили оксихинолином в течение 3 ч. Фиксировали проростки в растворе Карнуа (3 : 1), протравливали 4%-ным раствором железоаммиачных квасцов в течение 30 мин, окрашивали гематоксилином, по Делафильду, 15 ч, кончик корня раздавливали в растворе глицерина и хлоралгидрата. Просматривали препараты под микроскопом МБИ-3 при увеличении 1350. Статистический анализ распределения величин признаков продуктивности побега проведен по общепринятой методике (Митропольский, 1971).

Результаты и обсуждение

Онтогенез и особенности развития при различных погодных условиях. *H. australis* — рыхлокустовой многолетник с полурозеточными монокарпическими побегами. Большой жизненный цикл *H. australis* в интродукции завершился за 5 лет. Ветвление материнского розеточного побега начиналось после разворачивания четвертого листа и продолжалось до начала августа. Дочерние побеги — розеточные, внутривлагалищные. Виргинильный период однолетний. По феноритму *H. australis* относится к летне-зимнезеленым растениям с озимым типом развития репродуктивных побегов. После перезимовки зацвели 82 % сохранившихся двулетних растений. Стебель рос в фазу цветения и плодообразования. Средняя высота побега колебалась по годам от 40 до 66 см, длина метелки от 5.2 до 6.5 см, стеблевых листьев обычно 1—3, длина междоузлия верхнего стеблевого листа 5—6 см. Листья вегетативных побегов нарастали в постфлоральный период. Листовые пластинки прямостоячие длиной до 23 см, шириной до 8 мм, длина влагалища листа до 2 см. Диаметр особи колебался от 7 до 15 см. Сухая надземная масса средней трехлетней особи (1980 г.) равнялась 10 г. Репродуктивный период продолжался четыре года. Как видно из рис. 1, самое раннее начало весенней вегетации за годы наблюдений отмечено 17 IV 1981 г. Наибольшая продолжительность префлорального периода (18 дней) связана с неблагоприятным температурным режимом в фазы трубкования и выметывания соцветий (минимальные температуры ниже +5 °C, среднесуточная температура ниже 10°), за 4 дня до начала фазы цветения отмечены минимальные температуры —3——5°). Самое позднее начало вегетации и продолжительный префлоральный период (15 дней) наблюдали в 1979 г. В 1980 и 1982 гг. первые фазы генеративного цикла растения завершили за 10 дней при среднесуточной температуре около 10° и выше. В 1979 и 1981 гг. при обильных осадках и умеренной температуре фаза цветения завершилась за 18—21 день. В 1979 г. в фазу массового цветения наступило резкое похолодание. В 1981 г. низкие минимальные температуры, которые приходятся на утренний максимум раскрывания цветков, наблюдали

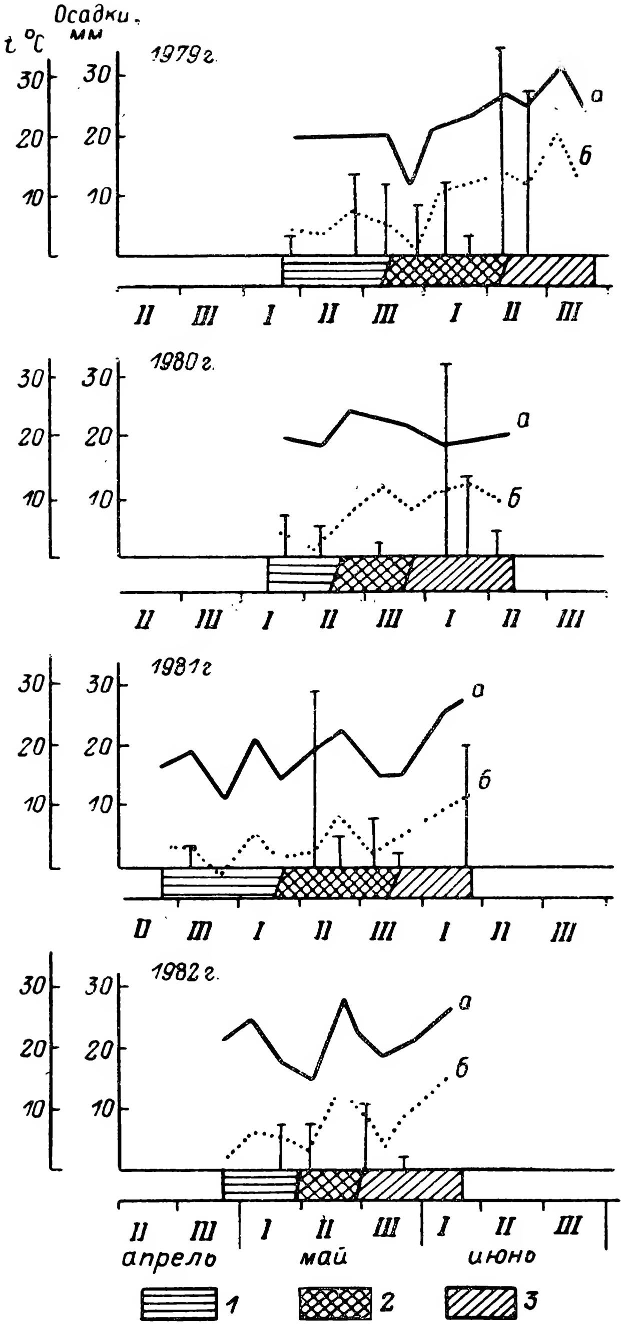


Рис. 1. Развитие *Hierochloë australis* при погодных условиях 1979—1982 гг.

1 — префлоральный период, *2* — период цветения, *3* — период плодоношения; *а* — максимальная t°, *б* — минимальная t°.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика распределения показателей потенциальной и реальной семенной продуктивности побегов

Год	Число наблюдений	Средняя арифметическая и ошибка	Лимиты	Мода	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент вариации	Критерий согласия χ^2	
							эмпирический	табичный при $P = 0.95$
1979	$\frac{262}{249}$	$\frac{25\pm0.4}{3\pm0.2}$	$\frac{9-45}{0-29}$	$\frac{24}{2}$	$\frac{7.00}{4.90}$	$\frac{28.12}{177.6}$	$\frac{16.17}{20.36}$	$\frac{12.59}{9.49}$
1980	$\frac{100}{100}$	$\frac{27\pm0.8}{21\pm0.8}$	$\frac{13-46}{5-45}$	$\frac{27}{23}$	$\frac{8.43}{8.43}$	$\frac{31.42}{40.14}$	$\frac{8.11}{2.33}$	$\frac{11.07}{14.07}$
1981	$\frac{1147}{632}$	$\frac{24\pm0.3}{13\pm0.3}$	$\frac{5-56}{0.44}$	$\frac{22}{9}$	$\frac{9.66}{9.22}$	$\frac{40.25}{70.90}$	$\frac{108.18}{56.2}$	$\frac{21.03}{14.08}$
1982	$\frac{297}{221}$	$\frac{26\pm0.4}{16\pm0.7}$	$\frac{6-51}{0-45}$	$\frac{24}{17}$	$\frac{7.76}{10.19}$	$\frac{29.84}{63.68}$	$\frac{59.36}{23.91}$	$\frac{15.51}{14.07}$
Среднее		$\frac{25\pm0.6}{13\pm3.8}$	$\frac{25-27}{3-21}$		$\frac{1.29}{7.59}$	$\frac{5.06}{57.27}$		

Примечание. В числителе — распределение побегов по числу колосков, в знаменателе — по числу зерновок. Различие в числе наблюдений числителя и знаменателя связано с исключением из анализа побегов, у которых часть колосков осыпалась.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика семенной продуктивности особи *Hierochloë australis* в 1979—1982 гг.

Год	Возраст, лет	Число особей	Число репродуктивных побегов у особи			Число колосков у особи	Число зерновок у особи	Коэффициент продуктивности, %	Число семян, шт.	Масса зерновок с особи, мг	Масса 1000 шт. зерновок, мг	
			среднее	лимиты	коэффициент вариации						средняя	коэффициент вариации
1979	2	41	7±1	1—41	116.4	175±32	21±5	16.03±1.84	57	13±2	609±10	4.84
1980	3	31	27±3	5—59	56.3	729±73	548±58	76.95±5.13	1132	424±45	773±7	9.96
1981	4	25	45±5	6—100	59.2	1080±127	542±103	55.0±3.12	903	358±68	554±15	12.65
1982	5	19	16±4	2—46	107.7	368±67	237±73	57.36±4.33	300	153±47	644±5	3.22

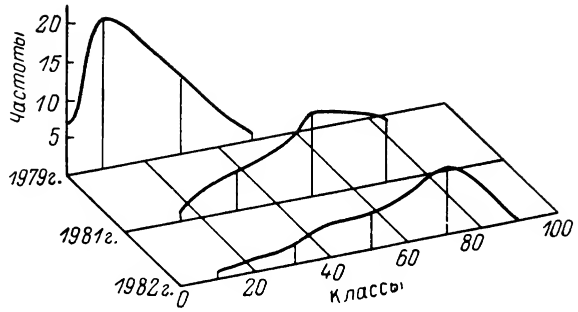


Рис. 2. Распределение особей по коэффициенту продуктивности.

на протяжении 2/3 фазы цветения, последний заморозок — в конце фазы. В 1980 и 1982 гг. растения цвели 9—11 дней при среднесуточной температуре 12.8—15.3° и минимальных осадках. Последний заморозок в 1980 г. был после завершения фазы, а в 1982 г. — в начале фазы цветения. Формирование и созревание зерновок в 1980 г. проходили при более обильном увлажнении и умеренной температуре по сравнению с 1981 г. Созревание семян в 1979 и 1982 гг. проходило в жаркую сухую погоду.

Семенная продуктивность. В табл. 1 представлены результаты анализа вариационных кривых распределения побегов по числу колосков и зерновок в разные годы. Установлено, что только распределение побегов в 1980 г. относится к нормальному типу: средняя арифметическая равна моде, коэффициент вариации близок к 33 %, эмпирический критерий согласия χ^2 меньше табличного. Из табл. 1 видно, что средняя потенциальная продуктивность побега колебалась по годам от 24 до 27 семязачатков. Такая небольшая изменчивость признака (коэффициент вариации v=5 %) говорит о слабой зависимости его от возраста и условий внешней среды. Индивидуальная изменчивость числа колосков на побеге гораздо выше (v=28—40 %). При сопоставлении средних квадратических отклонений и коэффициентов вариации по годам видно, что изменчивость потенциальной продуктивности побега в 1979, 1980 и 1982 гг. была близкой. Разногодичная изменчивость числа зерновок на побеге была в 11 раз выше (v=57.3 %) по сравнению с изменчивостью числа колосков. На репродуктивном побеге максимальное число зерновок (21) было сформировано при втором плодоношении растений, минимальное (3) — при первом, близкое (13—16 зерновок) — при третьем и четвертом плодоношении.

Как видно из табл. 2, максимальную потенциальную плодовитость отметили у четырехлетних растений. Потенциальная продуктивность особи зависела от числа репродуктивных побегов, так как среднее число семязачатков на побеге по годам изменялось мало. Размах индивидуальной изменчивости числа побегов при первом и четвертом плодоношении растений был близким: 1—46 (коэффициент вариации 107—116 %). При втором и третьем плодоношении границы изменчивости шире, а коэффициент вариации в 2 раза меньше. Реальная продуктивность трех- и четырехлетних растений была выше в 26 раз, пятилетних — в 11 раз по сравнению с двулетними. Максимальное число семян на единицу занимаемой площади продуцировали трехлетние растения в 1980 г. — 1132 шт./м^2. В этот год были максимальны и другие показатели семенной продуктивности: масса зерновок с особи — 424 мг, коэффициент продуктивности — 77 %. На рис. 2 дано распределение растений по коэффициенту продуктивности в разные годы. Незавязавшие семена особи выявлены только в 1979 г. при неблагоприятных погодных условиях. В 1981 и 1982 гг. коэффициент продуктивности выше 60 % наблюдали у 32—53 % растений.

ТАБЛИЦА 3

Морфологическая характеристика и всхожесть семян

Год	Возраст	Масса 1000 семян, мг		Исследовано семян, шт.	Количество семян, %				Всхожесть в год сбора, %
		средняя	коэффициент вариации		без зародыша	с недифференцированным зародышем	с одним зародышем	с двумя зародышами	
Березинский заповедник									
1977		737	4.3	300	1.3	0	94.4	4.3	68.0
1978		821	—	100	0	0	99.0	1.0	67.0
Среднее		777			0.7		96.7	2.6	67.5
В условиях ЦСБС									
1979	2	609±1	4.8	300	0.3	3.6	93.7	2.4	33.5
1980	3	773±7	9.9	300	1.0	4.0	92.3	2.7	61.6
1981	4	554±1	12.6	500	2.4	2.4	91.6	3.6	17.3
1982	5	644±5	3.2	300	1.6	2.3	93.3	2.8	31.0
Среднее		645	14.4		1.3	3.0	92.9	2.8	35.7

Морфология и жизнеспособность семян. Как видно из табл. 3, масса 1000 семян интродуцированного *H. australis* колебалась по годам от 554 мг (1981 г.) до 773 мг (1980 г.), семян из природного ареала — от 737 до 821 мг. Этот признак характеризуется небольшой изменчивостью как межгодовой (v=14.4 %), так и индивидуальной (v=3—13 %). Зерновка кожистая, бурая, обратнояйцевидная с заостренным носиком и закругленной вершиной, на которой часто сохраняются высохшие остатки столбика. На вентральной стороне зерновки имеется овальный коричневатый рубчик до 0.5 мм длины, расположенный в нижней половине зерновки. Длина зерновки 1.92±±0.05 мм, ширина 1.07±0.02 мм. Зародыш расположен вдоль длинной оси зерновки, занимает 0.27 длины семени. Величина зародыша изменялась в большей степени, чем размеры зерновки (коэффициент вариации 23.95 % против 12.96—11.45 %). Размер дифференцированного зародыша колебался от 0.375 до 0.750 мм, в среднем был равен 0.525±0.025 мм. У маленьких зародышей при морфологически дифференцированных почечке и корешке был слабо развит щиток. Доля семян с таким зародышем составляла 3.4 % в 1981 г. При морфологическом анализе обнаружены следующие аномалии в строении семени: беззародышевые семена, семена с многоклеточным, но морфологически недифференцированным зародышем, полиэмбриония. Частота встречаемости всех этих аномалий не превышала 6—8 %.

Однако, как видно из табл. 3, в год репродукции прорастали 67—68 % семян из Березинского заповедника и 17.3—61.6 % семян, полученных в интродукции. Так как семена во все годы формировались на тех же самых особях, то различия эти связаны с влиянием погодных условий на жизнеспособность семян. Дисперсионный анализ показал, что прорастание семян в год репродукции на 93.7 % определялось влиянием среды в период формирования семян ($F_ф$=15.34, F_{01}=8.47). Семена репродукции 1979 и 1980 гг., сформировавшиеся в условиях достаточного увлажнения, начинали прорастать через 10 дней, максимум прорастания отмечен через 17 дней. Семена репродукции 1981 и 1982 гг., сформированные в более засушливых условиях, отличались большей глубиной покоя, начинали прорастать на 20—24-й день, максимум прорастания их наступал на 27-й день после начала опыта (рис. 3). Задержку прорастания семян этих лет репродукции, вероятно, частично можно объяснить также более высокими среднесуточными температурами в первые 10 дней проращивания (12—18° в 1979 и 1980 гг., 19.4—19.8° в 1981 и 1982 гг.). Прорастание семян,

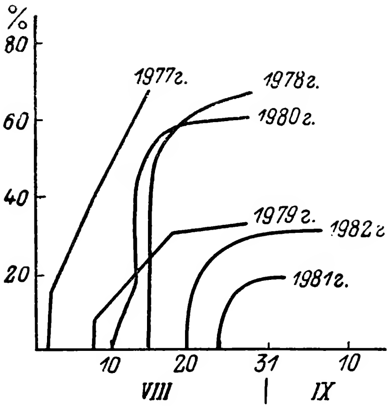


Рис. 3. Прорастание семян в год сбора.

1977—1978 гг. — семена собраны в Березинском заповеднике, 1979—1982 гг.— семена репродукции ЦСБС.

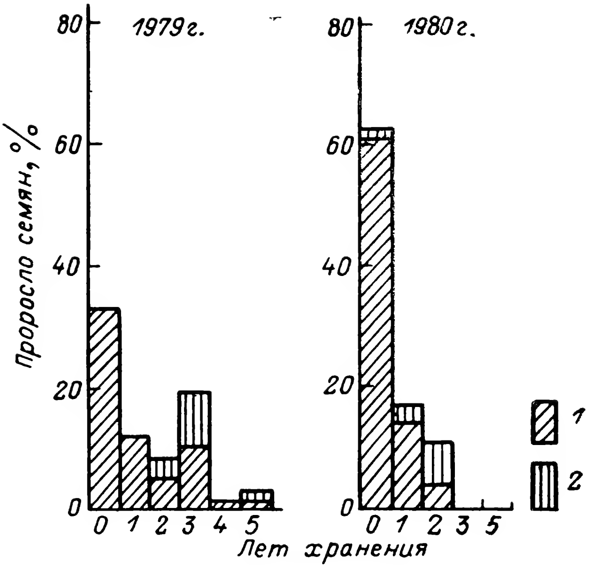


Рис. 4. Прорастание семян в год сбора и после 5—6 лет хранения в лаборатории.

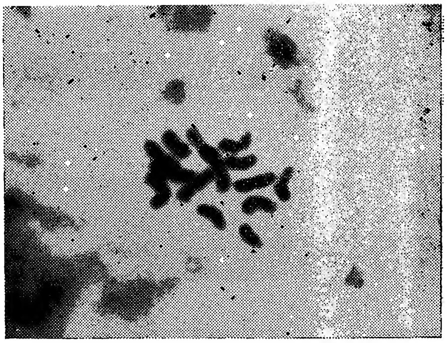
1 — доля семян, проросших в августе, %; 2 — доля семян, проросших в сентябре, %.

собранных в Березинском заповеднике, также зависело от года репродукции: семена, собранные в 1977 г., проросли в первой половине августа, собранные в 1978 г. — во второй. Максимальный процент жизнеспособных семян у *H. australis* наблюдался в год репродукции; при хранении способность семян к прорастанию резко падала. После 9 месяцев хранения в лаборатории всхожесть семян, собранных в Березинском заповеднике в 1977 г., снизилась на 52 %. На рис. 4 приведены результаты определения жизнеспособности семян, полученных в интродукции в год репродукции и после 1—6 лет хранения. После 3 лет хранения семена сбора 1980 г. потеряли всхожесть, а семена сбора 1979 г. проросли на 19 %. Покой хранившихся семян глубже, период прорастания растянут, часть семян прорастает в сентябре, в год репродукции прорастание завершается в августе. После 4 лет хранения семена теряют всхожесть.

Как было показано в табл. 3, при морфологическом анализе семян обнаружено по два зародыша у 2.6—2.8 % зерновок, однако полиэмбрионы среди проростков встречались реже. В семенах из природного ареала проростки-близнецы встречались с частотой 2 : 168 (1.19 %), в семенах разных лет репродукции ЦСБС — 2 : 617 (0.32 %) среди семян репродукции 1980 и 1981 гг. Определить цитологический тип проростков-близнецов не смогли из-за отсутствия делений и гибели проростков на ранней стадии. Просмотрены препараты корней 256 проростков семян репродукции 1979 и 1980 гг. Число хромосом подсчитано у 139. Все растения были диплоидными (рис. 5).

Влияние погодных условий. О влиянии погодных условий на реальную продуктивность судили по косвенным показателям: по типу вариационной кривой распределения побегов с различным числом зерновок, коэффициенту продуктивности, массе и жизнеспособности семян. Так как нормальное распределение величин признаков свидетельствует об оптимальном состоянии растений (Зайцев, 1983) то, вероятно, погодные условия 1980 г. были близки к экологическому оптимуму вида. Из четырех лет эксперимента именно в 1980 г. наблюдали максимальную (77 %) завязываемость семян, жиз-

Рис. 5. Диплоидный набор хромосом.



неспособность которых была 61.6 %. Растения цвели при среднесуточной температуре воздуха около 15°, осадков практически не было. Фаза цветения завершилась на 10 дней быстрее по сравнению с 1979 г. Цветение *H. australis* совпадает с распусканием листьев у древесных растений. На восточной границе естественного ареала вида в Белоруссии среднесуточная температура воздуха в это время достигает 15—16°, температура почвы — 10—12° (Грушевская, 1974). Вероятно, эта температура является оптимальной для протекания эмбриональных процессов после оплодотворения. Озерненность колосков у растений, собранных в Березинском заповеднике, была 56—60 %, жизнеспособность семян в год сбора — 67—68 %, коэффициент продуктивности в условиях свободного опыления в эксперименте удерживался на высоком уровне (55—77 %) в течение трех лет плодоношения, за исключением первого.

Таким образом, генетическая система, контролирующая систему размножения *H. australis*, обеспечила высокое завязывание семян в разные по погодным условиям годы, но по жизнеспособности семена разных лет отличались значительно: в 1980 г. — 62 %, в 1982 и 1979 гг. — 31—33, в 1981 г. —17 %. При морфологическом анализе сформированных семян разных лет репродукции нами обнаружены отдельные нарушения эмбриогенеза: отсутствие зародыша, остановка развития зародыша на стадии многоклеточного образования, слабое развитие щитка у отдельных зародышей, полиэмбриония. Однако до 93 % зерновок имели нормальное строение.

По типу покоя семян (Николаева, 1977) *H. australis* относится к растениям с неглубоким физиологическим покоем. В отличие от других видов *Hierochloë*, имеющих весенний и осенний пики прорастания семян при годичном проращивании образцов, семена *H. australis* во все годы прорастали только в августе—сентябре и быстро теряли всхожесть уже в первый год хранения. Неспособные к прорастанию семена не являются покоящимися, так как при хранении преодоления покоя не наблюдали, вероятно, они являются нежизнеспособными.

Weimarck (1967, 1971) отнес *H. australis* к факультативным апомиктам из-за возможности развития редуцированных и нередуцированных зародышевых мешков. В настоящее время решить вопрос о соотношении полового и апомиктичного способов размножения не представляется возможным, так как не проведено детальное цитоэмбриологическое исследование вида. При изучении чисел хромосом у проростков не обнаружено гаплоидных растений и растений с увеличенным числом хромосом, но уверенности в исключительно половом происхождении диплоидных растений у автора нет. Возможность автономного развития нередуцированных яйцеклеток в диплоспорических зародышевых мешках у этого вида еще не изучена. Появление у *H. australis* триплоидных растений в результате оплодотворения нередуцированных яйцеклеток вполне возможно, так как мужской мейоз у этого вида не нарушен (Weimarck, 1971). Оплодотворение нередуцированных яйцеклеток у других видов *Hierochloë* происходит: например, по нашим данным, у *H. odorata* ($2n=42$) проростки с триплоидным соматическим числом хромосом составляли около 5, а у *H. glabra* — 24 %. В. С. Тырнов (1976) показал, что у злаков нормально развитые семена возникают при плоидности эндосперма 3× и 6×, а при 4× и 5× семена часто невсхожие. Поэтому предположение о нарушении баланса между уровнем плоидности зародыша и эндосперма как о причине нежизнеспособности семян не лишено основания, но нуждается в цитоэмбриологическом подтверждении. Цитологический тип проростков-близнецов определить не удалось. В связи с многоклеточным археспорием зародыши-близнецы могли сформироваться в разных зародышевых мешках одного нуцеллуса.

H. australis отличается невысокой плодовитостью по сравнению с другими видами рода. Суммарная потенциальная продуктивность особи вида в условиях Новосибирской области за весь жизненный цикл равнялась 2—2.6 тыс. семязачатков, реальная — 1.1—1.6 тыс. зерновок, тогда как средняя трехлетняя особь *H. odorata* (2n=42) за одно плодоношение сформировала 9.5, а *H. repens* — 20.5 тыс. семян.

Фитоценотическая роль *H. australis*. В литературе отсутствуют данные по изучению ценопопуляций этого вида, поэтому отметим некоторые особенности стратегии его жизни. По способу диссеминации *H. australis* относится к автобарохорам с невысоким (до 66 см) репродуктивным побегом. Разносятся колоски (их масса — 1.2 мг, парусность — 8.2) при сформированном травостое, поэтому потенциал расселения вида незначителен. Как подчеркивала Р. Е. Левина (1957), зачатки автохорных растений отдаляются от материнского растения на несколько метров.

Вероятно, ценопопуляции *H. australis* в связи с такой стратегией расселения и опушечными местообитаниями относятся к ценопопуляциям с автономным обеспечением семенами. Разнос семян могут осуществлять и мышевидные грызуны, которых привлекает запах кумарина. При единичной встречаемости *H. australis* (Ставровская, 1985) число продуцируемых семян на единицу площади ценоза, вероятно, невелико. В эксперименте при первоначальной плотности 4 особи на 1 м^2 по годам произведено 57—1132—903—300 шт/м^2 семян. Однако изучение жизнеспособности растений в онтогенезе показало, что при выращивании на первых этапах онтогенеза растений в теплице репродуктивной стадии достигали 50 % растений, а при посадке проростков прямо на участок плодоносили только 3—7 % растений. При посеве семян под зиму выросло только одно растение. Вероятно, в условиях сомкнутого ценоза в природном ареале доля растений, достигших плодоношения, будет еще меньше. По типу эколого-ценотических стратегий *H. australis*, вероятно, относится к фитоценотическим эксплерентам: растение небольших размеров с короткой продолжительностью жизни, плодоносит на первых этапах сезонного цикла развития до нарастания листьев. Косвенным подтверждением эксплерентности *H. australis* может служить тот факт, что этот вид в значительном количестве встречался в загоне зубропитомника в Беловежской пуще после 20-летней эксплуатации, в то время как другие виды сохранились там в небольшом числе (Корочкина, 1972).

Выводы

Факультативный апомикт *H. australis* отличается от других видов рода *Hierochloë* невысокой плодовитостью, что связано с ограниченной побегообразовательной способностью и небольшой потенциальной продуктивностью репродуктивного побега.

Оптимальной для развития растений являлась средняя суточная температура 10° до цветения и 15° во время цветения. Развитие при низких температурах приводило к уменьшению семенной продуктивности растений и увеличению доли нежизнеспособных семян. Семена *H. australis* обладают неглубоким физиологическим покоем и после года хранения теряют всхожесть на 46—52 %.

Узкий ареал вида объясняется, вероятно, низкой плодовитостью, ограниченным потенциалом расселения и быстрой потерей жизнеспособности семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматический справочник по Новосибирской области. Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1959. 186 с. — *Грушевская О. М.* Фенологические наблюдения за травянистыми растениями дубово-грабовых лесов // Беловежская пуща. Исследования. Минск: Урожай, 1974. Вып. 8. С. 109—117. — *Дьяконова А. А.* Почвы территории Центрального сибирского ботанического сада. II // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск: Наука, 1975. С. 141—164. — *Зайцев Г. Н.* Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 268 с. — *Козловская Н. В.*, *Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с. — *Корочкина Л. Н.* Травянистая растительность в питании зубров Беловежской пущи // Беловежская пуща. Исследования. Минск: Урожай, 1972. Вып. 6. С. 110—124. — *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с. — *Методические* указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. 64 с. — *Методы* фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966. 103 с. — *Миняев Н. А.* История развития северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Л.: Наука, 1966. 38 с. — *Миняев Н. А.* Горные среднеевропейские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Наука, 1969. Вып. 2. С. 5—33. — *Митропольский А. К.* Техника статистических вычислений. М.: Наука, 1971. 576 с. — *Николаева М. Г.* Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 9. С. 1350—1368. — *Работнов Т. А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1960. Т. 2. С. 78—95. — *Ставровская Л. А.* Редкие виды растений сосновых лесов Березинского биосферного заповедника // Заповедники Белоруссии. Исследования. Минск: Урожай, 1985. Вып. 9. С. 72—76. — *Тахтаджян А. Л.* Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 72—76. — *Тырнов В. С.* Закономерности происхождения гаплоидов // Гаплоидия и селекция. М.: Наука, 1976. С. 121—131. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 789 с. — *Шохина Н. К.* Семенная продуктивность и качество семян зубровки степной // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971. С. 39—46. — *Шохина Н. К.* К определению жизнеспособности пыльцы видов рода *Hierochloë* R. Br. // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. С. 112—116. — *Шохина Н. К.* Семенная продуктивность *Hierochloë glabra* Trin. при интродукции // Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции: Тез. докл. на V Всесоюз. совещ. Минск: Наука и техника, 1977. С. 86—88. — *Шохина Н. К.* Репродуктивная способность зубровки душистой // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 49—55. — *Meusel H.*, *Jäger E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleneuropäischen Flora. Jena, 1965. Tl 1. 583 S. Tl 2. 417 S. — *Stebbins G. L.* Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach // Bot. helv. 1984. Vol. 94, N 1. P. 1—13.— *Weimarck G.* Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and in Swedisch *H. odorata* on different polyploid levels // Bot. notis. 1967. Vol. 120, N 221. P. 209—235. — *Weimarck G.* Spontaneous and induced variation in some chemical leaf constituents in *Hierochloë* (*Gramineae*) // Bot. notis. 1970. Vol. 123. P. 231—268. — *Weimarck G.* Variation and taxonomy of *Hierochloë* (*Gramineae*) in Northern Hemisphere // Bot. notis. 1971. Vol. 124, N 1. P. 129—175. — *Weimarck G.* Male meiosis in some amphimictic and apomictic *Hierochloë* (*Gramineae*) // Bot. notis. 1973. Vol. 126. P. 7—36.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 5 IX 1988.

УДК 581.143.6 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Л. А. Элконин, В. С. Тырнов, Н. Д. Папазян, А. Г. Ишин

МОРФОГЕНЕЗ И СТАБИЛЬНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ РАСТЕНИЙ В КАЛЛУСНЫХ КУЛЬТУРАХ, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ ЗРЕЛЫХ ЗАРОДЫШЕЙ ВИДОВ *SORGHUM* (*POACEAE*)

L. A. ELKONIN, V. S. TYRNOV, N. D. PAPAZYAN, A. G. ISHIN. MORPHOGENY AND STABLE REGENERATION OF PLANTS IN CALLUS CULTURES OBTAINED FROM MATURE EMBRYOS OF THE *SORGHUM* (*POACEAE*) SPECIES

Приводится подробное описание каллусных культур, формирующихся из зрелых зародышей сорго на 2,4-Д-цитокинин-содержащих средах. Культуры состоят из разных типов образований, различающихся по морфологии и морфогенетическим потенциям: белых или полупрозрачных блестящих образований (очагов морфогенеза — *ОМ*), из которых развиваются эмбриоидоподобные структуры и листовидные выросты; белого матового каллуса, дающего начало эмбриоидоподобным структурам; плотного желтоватого бугристого ризогенного каллуса; рыхлого каллуса, некротизирующего при пересадках. Для сохранения регенерационной способности при пассировании в течение длительного времени (более 6 лет) необходимо избирательное субкультивирование *ОМ* в каждом пассаже. На основании анализа литературы и собственных экспериментальных данных авторы приходят к выводу, что стабильное массовое получение регенерантов в культуре соматических тканей злаков связано с использованием определенных морфогенетически компетентных типов образований, которые формируются в первичных культурах и отличаются конкретными морфологическими признаками.

Выполненные за последние годы работы показывают, что у многих видов хозяйственно ценных злаков возможно получение каллусных культур, способных к стабильной массовой регенерации растений (Vasil, 1987). Однако закономерности формирования таких культур изучены не в полной мере. Это обусловливает в ряде случаев утрату регенерационной способности при пассировании, низкий выход растений-регенерантов, отрицательную реакцию многих селекционно-ценных образцов на используемые условия культивирования (Brar et al., 1979; Bartkowiak, 1982; Sears, Decard, 1982; Lazar et al., 1983; Ozias-Akins, Vasil, 1983, и др.).

Анализируя морфогенетические процессы, протекающие в полученных культурах, разные авторы выделяют различные специфические признаки культур со стабильной регенерационной способностью: «зеленые пятна» (Nabors et al., 1982), «зоны вторичной дифференциации» (Папазян, 1981), «компактный эмбриогенный каллус» (Vasil, 1982; Nabors et al., 1983), «морфогенетический каллус» (Гапоненко и др., 1984). Есть основания полагать, что один из подходов к решению проблемы стабильной регенерации растений связан с выявлением характерных признаков таких культур.

Ранее нами выявлены условия получения из зрелых зародышей разных видов и сортов сорго каллусных культур, сохраняющих способность к стабильному формированию растений-регенерантов в течение длительного времени и являющихся поэтому удобным объектом для изучения закономерностей морфогенеза у злаков в культуре in vitro (Элконин и др., 1984).

В данной статье представлены результаты морфологического изучения формообразовательных процессов, протекающих в каллусных культурах, полученных от зрелых зародышей сорго, и анализ ведущих факторов, обусловливающих сохранение способности к регенерации растений при пассировании.

Материал и методика

В работе использовали зрелые зародыши сортов сорго Волжское 2 (*Sorghum caffrorum* Beauv. et Snowd.) и Желтозерное 10 (*S. subglabrescens* Schweinf. et Ashers.). Для вычленения зародышей сухие зерновки стерилизовали 70%-ным этиловым спиртом (30 с), диацидом (15 мин), замачивали в дистиллированной воде (20 ч). В стерильных условиях зерновки повторно стерилизовали диацидом (7 мин), промывали 3 порциями автоклавированной воды, вычленяли зародыши без щитка, помещали в пробирки на поверхность питательной среды и культивировали в темноте при температуре 26±1 °С. Для получения культур с регенерационной способностью использовали среду MS, содержащую 1.0 мг/л 2,4-Д и 0.5 мг/л 6-БАП (Элъконин и др., 1984). Пассирование культур Волжского 2 проводили на среде того же состава; для Желтозерного 10 снижали уровень 2,4-Д до 0.6 мг/л. Для регенерации растений трансплантаты переносили на среду MS, содержащую ИУК 1.0—3.0 мг/л, и инкубировали на свету (фотопериод 16 ч, при температуре 26±1 °С). Анализы культур и пересадки разных типов образований проводили под стереомикроскопом.

Результаты исследований

Зрелые зародыши в 0-пассаже дают начало морфологически и функционально различным образованиям (табл. I, *1—3*):

1) компактным гладким блестящим белым или полупрозрачным образованиям различного размера и формы; в связи с тем, что в этих образованиях протекают разнообразные морфогенетические процессы, ведущие к развитию растений-регенерантов, они получили условное наименование очагов морфогенеза (*ОМ*);

2) компактному белому матовому каллусу, из которого формируются эмбриоидоподобные структуры;

3) плотному матовому желтоватому или бурому бугристому каллусу, обладающему ризогенными потенциями;

4) рыхлому серому или бурому каллусу, как правило, некротизирующему при пересадках или дающему начало корням.

Эти типы образований могут присутствовать порознь или все вместе в разных пропорциях в одной и той же культуре; их формированию сопутствует выделение фиолетового или бурого пигмента, окрашивающего питательную среду. В зависимости от наличия того или иного типа образований различаются морфогенетические потенции культур. Доля зародышей, формирующих тот или иной тип образований, пропорция разных типов образований внутри одной культуры, а также особенности протекания морфогенетических процессов варьируют в зависимости от генотипа исходной формы и других факторов (Элъконин и др., 1984). Ниже на примере зародышей сортов Волжское 2 и Желтозерное 10 показаны наиболее типичные пути реализации морфогенетических потенций культур, содержащих очаги морфогенеза.

ОМ на ранних стадиях развития имеют вид гладких блестящих полупрозрачных бугорков различного размера и формы. Последующее их развитие протекает по нескольким направлениям.

1. По периферии *ОМ*, опоясывая его, формируются матовые полупрозрачные, с возрастом белеющие структуры глобулярной, дисковидной или зубовидной формы, способные в дальнейшем к биполярному развитию (эмбриоидоподобные структуры) (табл. I, *4*). Иногда на поверхности старых разросшихся *ОМ*, в местах контакта *ОМ* с плотным бугристым или рыхлым каллусом, возникают большие скопления таких структур, развивается белый матовый каллус, дающий новые эмбриоидоподобные структуры.

2. На апикальной поверхности *ОМ* возникает опушение из заостренных, наподобие игл, волосков (табл. I, *5*). В дальнейшем в этом месте непосредственно с поверхности *ОМ* происходит развитие листовидных выростов (табл, I, *6*). Иногда развитие листовидных выростов протекает без предварительного образования опушения или же *ОМ* покрывается одной или несколькими «бороздками», по краям которых возникают листовидные выросты. В некоторых слу-

чаях отдельные выросты могут срастаться между собой, образуя широкие плоские рассеченные листовидные структуры (табл. I, *7*).

3. Без новообразования каких-либо типов структур *ОМ* увеличивается в размерах и приобретает белый цвет. Часто, разрастаясь, *ОМ* приобретают вид гребневидных образований, структур листо- или стеблеподобной формы.

В течение всего цикла выращивания за счет «почкования» *ОМ* происходит образование множества «молодых» гладких *ОМ*. Разрастаясь и «почкуясь», *ОМ* образуют большие массы компактной блестящей полупрозрачной или белой ткани.

Все описанные формообразовательные процессы протекают, как правило, в одной и той же культуре, причем развитие даже соседних *ОМ* может протекать в разных направлениях. Более того, часто в одном *ОМ* наблюдается сочетание нескольких путей: на апикальной поверхности развиваются листовидные выросты, а по периферии — эмбриоидоподобные структуры; или же в отдельных участках разросшихся *ОМ* происходит формирование опушения и листовидных выростов.

Такая сложная и динамическая система взаимосвязанных формообразовательных процессов обусловливает значительное морфологическое разнообразие культур; она полностью воспроизводится при пассировании и типична для всех последующих субкультур (возраст культур — 6 лет, длительность пассажа — 7—8 недель).

После пересадки на свежую среду начало новым *ОМ* могут давать все типы образований, сформировавшиеся в результате развития *ОМ* предшествующего пассажа: эмбриоидоподобные структуры, белый матовый каллус, *ОМ* с листовидными выростами, «молодые» и «старые» разросшиеся *ОМ*. Вне зависимости от типа образований, присутствующих в составе трансплантата, в следующем пассаже, как правило, вновь наблюдается все многообразие путей развития *ОМ*. Кроме того, происходит также трансформация части пересаженных *ОМ* в плотный бугристый каллус, сопровождающаяся некротическими явлениями.

При пересадке других типов образований культуры полностью теряют способность к образованию новых *ОМ* в следующих пассажах. Пересаженный плотный бугристый каллус формирует себе подобный бугристый каллус и короткие утолщенные корни. Рыхлый каллус после пересадки обычно некротизирует либо дает начало плотному бугристому каллусу.

Дальнейшее изучение морфогенетических потенций разных типов образований проводили на среде для регенерации. На этой среде плотный бугристый каллус характеризуется только способностью к ризогенезу. Рыхлый каллус, как правило, некротизирует или реже дает только корни.

Из гладких «молодых» или «старых» разросшихся *ОМ* развиваются побеги и корни. В опушенных участках, в местах развития листовидных выростов начинается интенсивное побегообразование (табл. II, *1*). В дальнейшем из узлов кущения побегов образуются корни (табл. II, *2*). Нередко на апикальном конце *ОМ* начинается формирование нескольких побегов, объединенных одной корневой системой, развивающейся из базального конца *ОМ* (табл. II, *3*). Листо- и стеблеподобные структуры на среде для регенерации некротизируют. Эмбриоидоподобные структуры обнаруживают способность к биполярному развитию, давая тем самым начало проросткам со стеблем и корнем (табл. II, *4*, *5*). Однако нередко биполярное развитие останавливалось и формировались только корни (табл. II, *6*) или реже — побеги (табл. II, *7*). В некоторых случаях побеги увеличивались в размерах и останавливались в своем развитии. Процессы регенерации, как правило, сопровождаются интенсивным выделением характерного пигмента.

Способность к регенерации растений проявляют 70—90 % трансплантатов, содержащих *ОМ*; в остальных случаях наблюдается только интенсивный ризогенез или начавшееся развитие побегов прекращается. Такая частота выхода

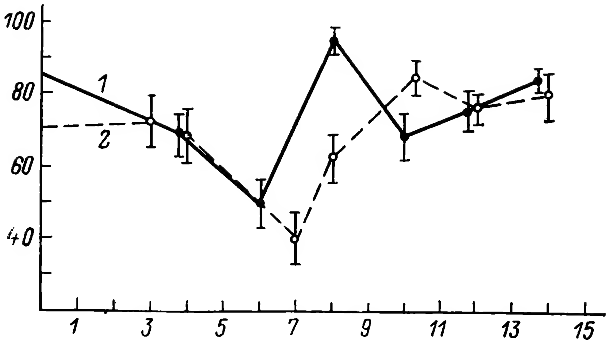


Рис. 1. Регенерация растений из разных пассажей клеточных линий, полученных от зрелых зародышей сорго сортов Волжское 2 (1) и Норгум 165 (2).

По оси абсцисс — пассажи, по оси ординат — число культур с регенерантами, %.

растений-регенерантов сохраняется при регенерации растений из разных пассажей полученных культур (рис. 1), поддерживающихся в течение 6 лет. У регенерантов из поздних пассажей ризогенез идет несколько слабее; в то же время способность к образованию побегов у них значительно усиливается: трансплантат весом 30—40 мг способен сформировать до 20—25 побегов (табл. II; рис. 1).

Обсуждение

Проведенный анализ выявил значительную структурную и функциональную гетерогенность каллусных культур сорго, полученных от зрелых зародышей. Морфологически различные типы образований обладают разными морфогенетическими потенциями. Способность культур к стабильной регенерации растений обеспечивает только один определенный тип образований — очаги морфогенеза. Его пассирование позволяет сохранять регенерационную способность культур в течение длительного времени. Плотный бугристый и рыхлый каллус не способны к регенерации растений и обладают только ризогенными потенциями. Возможно, они представляют собой непрерывно размножающиеся корневые меристемы, характерные для каллусных культур многих видов злаков (Cure, Mott, 1978; King et al., 1978). Значительное разнообразие морфогенетических процессов, протекающих в полученных нами культурах, очевидно, обусловливается воздействием различных факторов на объемную структуру трансплантата — градиентов экзо- и эндогенных фитогормонов, местоположения формирующегося *ОМ* в культуре и т. п.

Сопоставляя наблюдавшиеся нами процессы развития различных типов структур и растений-регенерантов с изложенной в литературе классификацией путей морфогенеза в культуре in vitro (Батыгина, Бутенко, 1981; Batygina, 1984), представляется возможным сделать следующие предварительные заключения. Образование эмбриоидоподобных структур по периферии *ОМ* указывает на протекание соматического эмбриогенеза (эмбриоидогенеза) в культурах, полученных от зрелых зародышей сорго. Ранее этот процесс был описан в культурах, полученных из тканей щитков незрелых зародышей, молодых листьев и метелок сорго (Thomas et al., 1977; Brettell et al., 1980; Wernicke et al., 1982). Возникновение непосредственно из *ОМ* листовидных выростов (очевидно, являющихся листовыми примордиями), побегов, образование в дальнейшем у побегов корней представляют собой последовательные этапы гемморизогенеза. Листо- и стеблеподобные структуры, формирующиеся из *ОМ* в ходе их разрастания, соответствуют категории аномалий морфогенеза, которые, возможно, яв-

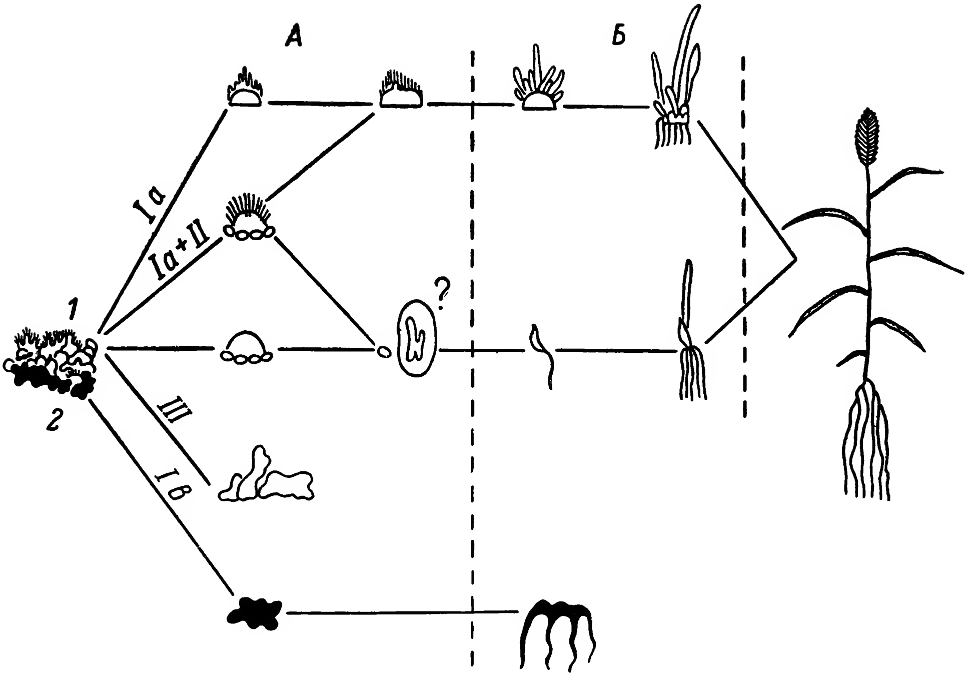


Рис. 2. Пути морфогенеза в культурах, полученных от зрелых зародышей сорго (схема).

I — органогенез (*Ia* — гемморизогенез, *Ib* — ризогенез), *II* — эмбриоидогенез, *III* — аномалии морфогенеза; *1* — очаги морфогенеза, *2* — плотный бугристый каллус; *А* — среда с 2,4-Д (1.0 мг/л) и 6-БАП (0.5 мг/л), *Б* — среда с ИУК (1.0 мг/л).

ляются вариантами аномалий в развитии апекса побега. Схема путей морфогенеза в культуре тканей сорго графически представлена на рис. 2.

В литературе неоднократно отмечались специфические особенности изолированных культур злаков и причины, затрудняющие стабильную массовую регенерацию растений (King et al., 1978; Wernicke et al., 1982). Как показывает изучение многих работ по культуре тканей злаков (Cummings et al., 1976; Freeling et al., 1976; Xie, Gengenbach, 1981; Rines, McCoy, 1982; Nabors et al., 1983; Гапоненко и др., 1984; Krümbiegel-Schröeren et al., 1984; Santos et al., 1984; Torne et al., 1984, и др.) и результаты наших экспериментов с сорго, а также с пшеницей, ячменем и кукурузой (Папазян, 1981; Papazyan et al., 1984), ключевым моментом в экспериментах по регенерации растений у злаков является понимание специфических особенностей каллусных культур этой группы растений. К их числу относятся: 1) сильная гетерогенность, наличие разных типов образований с различными морфогенетическими потенциями; 2) детерминация морфогенетических потенций образований (в том числе и способности к регенерации растений) уже в 0-пассаже на этапе инициации культур.

В тех экспериментах, где авторы, идя по традиционному пути, стремились вначале получить однородный «недифференцированный» каллус и затем добиться в нем индукции морфогенеза (произведя при пересадке тщательное удаление всех структур, присутствующих в первичной культуре, и отбирая «недифференцированный» каллус), культуры либо были полностью лишены способности к регенерации растений, либо теряли ее в течение нескольких пассажей (к примеру, Dudits et al., 1975; Bhojwany, Hayward, 1977; O'Hara, Street, 1978; Bayliss, Dunn, 1979; Dale, Deambrogio, 1979). Механический перенос принципов регуляции морфогенеза, установленных для модельных двудольных растений, сосредоточение основного внимания на этапе регенерации, но не на этапе каллусогенеза, не позволяли достичь успеха.

Способность культур злаков к стабильной регенерации растений зависит от присутствия в них определенных морфогенетически компетентных типов образований, выявляющихся при тщательном изучении морфологии культур. Формирование этих типов образований характерно для каллусных культур многих злаков, способных к стабильной регенерации растений (см. обзор: Vasil, 1987). Этот факт, впервые отмеченный Н. Д. Папазян (1981) в культуре тканей пшеницы и ячменя, лежит в основе всех нынешних достижений в области культуры тканей злаков. Различия в терминологии, применяемой разными авторами для обозначения этих типов образований, — «зоны вторичной дифференциации» (Папазян, 1981), «компактный эмбриогенный каллус» (Vasil, 1982; Nabors et al., 1983), «очаги морфогенеза» (Эльконин и др., 1984), «морфогенетический каллус» (Гапоненко и др., 1984) — обусловливаются, возможно, внешними различиями этих образований у разных видов злаков и (или) разной интерпретацией авторами самой сути этого явления.

Такие морфогенетически компетентные типы образований формируются на этапе культивирования первичного эксплантата и при пассировании возникают из «самих себя», но не из других типов образований. Они характеризуются, как правило, компактной текстурой и проявлением морфогенетической активности уже в первичных культурах и в процессе субкультивирования. Поэтому в культурах, содержащих такие образования, присутствуют «участки каллуса» с различными типами формирующихся структур: эмбриоидами, листовидными выростами и т. п. Однако степень выраженности дифференциации варьирует у разных видов злаков. У сорго, в частности, очень сильная выраженность этого признака, вероятно, связана с присутствием в питательной среде цитокинина, с одной стороны, способствующего новообразованию *ОМ*, с другой — ускоряющего процессы органогенеза и дифференциации. При отсутствии оптимальных условий для пролиферации морфогенетически компетентные типы образований могут трансформироваться в другие типы образований, лишенные способности к регенерации растений (Эльконин и др., 1986).

Таким образом, выявление морфогенетически компетентных типов образований и создание благоприятных условий для их селективной пролиферации позволяет получать у злаков культуры, сохраняющие регенерационную способность в течение длительного времени. Такие культуры, как показывают результаты многих экспериментов (Vasil, 1987), могут служить исходным материалом для работ по клеточной селекции, для получения суспензионных клеточных культур и протопластов, способных к регенерации растений.

Выводы

В каллусных культурах сорго, полученных от зрелых зародышей, присутствуют разные типы образований, различающиеся по морфологии и морфогенетическим потенциям. Морфологические признаки образований являются маркерами их морфогенетических потенций. Способность культур к массовой регенерации растений и сохранение регенерационной способности при пассировании обеспечиваются определенным морфогенетически компетентным типом образований — очагами морфогенеза, формирующимися на этапе культивирования первичных эксплантатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителя рода *Paeonia* сем. *Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 11. С. 1531—1547. — *Гапоненко А. К., Мунтян М. А., Маликова Н. И.* и др. Регенерация растений различных генотипов пшеницы *Triticum aestivum* L. in vitro // ДАН СССР. 1984. Т. 278, № 5. С. 1231—1235. — *Папазян Н. Д.* Эффективный путь получения регенерантов пшеницы и ячменя в культуре соматических клеток на основе органогенных штаммов // IV съезд ВОГиС им. Н. И. Вавилова: Тез. докл. Кишинев, 1981. Ч. 1. С. 186. — *Элько-*

нин Л. А., Тырнов В. С., Суханов В. М. и др. Регенерация растений в культуре тканей сорго // Докл. ВАСХНИЛ. 1984. № 4. С. 7—9. — *Эльконин Л. А., Тырнов В. С., Папазян Н. Д.* и др. Культура соматических тканей сорго. Фитогормональная регуляция морфогенеза // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 3. С. 504—512. — *Bajaj Y. P. S., Dhanju M. S.* Regeneration of plants from callus cultures of napier grass (*Pennisetum purpureum*) // Plant Sci. Lett. 1981. Vol. 20, N 4. P. 343—345. — *Bartkowiak E.* Tissue culture of maize. III. Plantlet regeneration from scutellar callus // Genet. Pol. 1982. Vol. 23, N 3. P. 93—101. — *Batygina T. B.* Problems of morphogenesis in situ, in vivo and in vitro // Proc. Int. Symp. Plant Tissue and Cell Cult. Appl. Crop Improv. Olomouc. 1984. P. 43. — *Bayliss M. W., Dunn S. D. M.* Factors affecting callus formation from embryos of barley (*Hordeum vulgare*) // Plant Sci. Lett. 1979. Vol. 14. P. 311—316. — *Bhojwany S. S., Hayward C.* Some observations and comments on tissue culture of wheat // Z. Pflanzenphysiol. 1977. Vol. 85, N 4. P. 341—347. — *Brar D. S., Rambold S., Gamborg O.* et al. Tissue culture of corn and sorghum // Z. Pflanzenphysiol. 1979. Vol. 95. N 5. P. 377—388. — *Brettell R., Wernicke W., Thomas E.* Embryogenesis from cultured immature inflorescences of *Sorghum bicolor* // Protoplasma. 1980. Vol. 104, N 1—2. P. 141—148. — *Cummings D. P., Green C. E., Stuttman D. D.* Callus induction and plant regeneration in oats // Crop Sci. 1976. Vol. 16, N 4. P. 465—470. — *Çure W. W., Mott R. L.* A comparative anatomical study of organogenesis in cultured tissues of maize, wheat and oats // Physiol. plant. 1978. Vol. 42, N 1. P. 91—96. — *Dale P. G., Deambrogio E.* A comparison of callus induction and plant regeneration from different explants of *Hordeum vulgare* // Z. Pflanzenphysiol. 1979. Vol. 94, N 1. p. 65—77. — *Dudits D., Nemet J., Haydu Z.* Study of callus growth and organ formation in wheat (*Triticum aestivum*) tissue cultures // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 10. P. 957—963. — *Freeling M., Woodman J. C., Chen D. S.* Developmental potentials of maize tissue cultures // Maydica. 1976. Vol. 21. P. 97—112. — *King P., Potrykus J., Thomas E.* In vitro genetics of cereals: problems and perspectives. // Physiol. végét. 1978. Vol. 16, N 3. P. 381—399. — *Krümbiegel-Schröeren G., Finger J., Schröeren V.* Embryoid formation and plant regeneration from callus of *Secale cereale* // Z. Pflanzenzucht. 1984. Vol. 92, N 2. P. 89—94. — *Lazar M. D., Collins J. B., Vian W. E.* Genetic and environmental effects on the growth and differentiation of wheat somatic cell cultures // J. Hered. 1983. Vol. 74, N 5. P. 353—357. — *Masteller V. J., Holden D. J.* The growth of and organ formation from callus tissue of sorghum // Plant physiol. 1970. Vol. 45. P. 362—364. — *Nabors M. W., Heyser J. W., Dykes T. A.* et al. Long-duration high-frequency plant regeneration from cereal tissue cultures // Planta. 1983. Vol. 157, N 5. P. 385—391. — *Nabors M. W., Kroskey C. S., McHugh D. M.* Green spots are predictors of high callus growth rates and shoot formation in normal and salt-stressed tissue cultures of oats (*Avena sativa* L.) // Z. Pflanzenphysiol. 1982. Vol. 105, N 4. P. 341—349. — *O'Hara G. P., Street H. E.* Wheat callus cultures: the initiation, growth and organogenesis of callus derived from various explant sources // Ann. Bot. 1978. Vol. 42, N 181. P. 1029—1038. — *Ozias-Akins P., Vasil I. K.* Improved efficiency and normalization of somatic embryogenesis in *Triticum aestivum* L. (Wheat) // Protoplasma. 1983. Vol. 117, N 1. P. 40—44. — *Papazyan N. D., Sukhanov V. M., Tyrnov V. S.* Morphogenesis determination in cereal tissue culture // Abstr. Int. Symp. Genet. Manipulat. Crops. Beijing. 1984. P. 36. — *Rafail W. S.* Studies of callus tissue derived from the scutellum of maize // Maize Genet. Coop. News Lett. 1976. Vol. 50. P. 84—86. — *Rines N. W., McCoy T. J.* Tissue culture initiation and plant regeneration in hexaploid species of oats // Crop Sci. 1982. Vol. 21, N 6. P. 837—842. — *Santos M. A., Torne J. M., Blanco J. L.* Methods of obtaining maize totipotent tissues. 1. Seedling segments culture // Plant Sci. Lett. 1984. Vol. 33, N 3. P. 309—315. — *Sears R. G., Decard E. L.* Tissue culture variability in wheat: callus induction and plant regeneration // Crop Sci. 1982. Vol. 22, N 3. P. 546—550. — *Thomas E., King P. L., Potrycus I.* Shoot and embryo-like structure formation from cultured tissues of *Sorghum bicolor* // Naturwiss. 1977. Vol. 64. P. 587. — *Torne J. M., Santos M. A., Blanco J. L.* Methods of obtaining maize totipotent tissues. II. Atrophic tissue cultures // Plant Sci. Lett. 1984. Vol. 33, N 3, P. 317—325. — *Vasil I. K.* Somatic embryogenesis and plant regeneration in cereals and grasses // Plant Tissue Culture 1982. Proc. Int. Congr. Tokyo, 1982. P. 101—104. — *Vasil I. K.* Developing cell and tissue culture systems for improvement of cereal and grass crops // J. Plant Physiol. 1987. Vol. 128. P. 193—218. — *Wernicke W., Potrycus I., Thomas E.* Morphogenesis from cultured leaf tissue of Sorghum bicolor. The Morphogenetic pathways // Protoplasma. 1982. Vol. 111, N 1. P. 53—62. — *Xie X. I., Gengenbach B. G.* Tissue culture potential of inbreds from the People's Republic of China // Maize Genet. Coop. News Lett. 1981. Vol. 55. P. 95—96.

Научно-производственное объединение
«Элита Поволжья»,
Саратов.

Получено 3 III 1986.

УДК 581.526.33 (470.21)

М. С. Боч

О БОЛОТАХ ЛЕСНОЙ ПОЛОСЫ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

M. S. BOCH. ON THE MIRES OF THE FOREST BELT IN THE KOLA PENINSULA

На основании маршрутного геоботанического обследования болот Терского р-на Мурманской обл. (в окр. пос. Умба и Варзуга), а также в р-не оз. Имандра (Лапландский заповедник) и оз. Ловозеро сделан вывод о закономерностях распространения болот в пределах лесной полосы полуострова. В западной его части господствуют лапландские аапа-болота, в юго-восточной — мелкобугристые и поморские грядово-мочажинные верховые. На севере близ границы лесотундры распространены крупнобугристые болота. Болота региона отличаются флористической бедностью, наличием гипоарктиков среди доминантов, мелкой каменистой торфяной залежью (0.5—1 м).

Несмотря на высокую заболоченность Кольского п-ова — 40 % (Атлас Мурманской области, 1971) — болота его изучены далеко не достаточно. Лишь в 20-е и 30-е годы нынешнего столетия проводились интенсивные маршрутные исследования их растительности. К числу публикаций этого периода относятся работы Г. И. Ануфриева (1922), К. Ф. Маляревского (1926), К. Регеля (Regel, 1923, 1935), М. В. Докукина (1929), Ю. Д. Цинзерлинга (1929, 1935), В. С. Доктуровского (1934), А. С. Салазкина (1934, 1936), П. Д. Варлыгина (1936), А. А. Любимовой (1937), Н. В. Властовой, М. Н. Никонова (1940), Н. В. Властовой (1945). В монографии Н. И. Пьявченко (1955) приведены описания 2 бугристых болот из района оз. Имандра. Бугристые болота Кольского п-ова изучал также A. Kihlman (1889), а торфяные залежи юго-востока полуострова — М. Н. Никонов и А. А. Смиренский (1945). Краткий очерк болот региона приведен М. Л. Раменской (1983); специальные исследования проводили на болотах Кольского п-ова палинологи (Лебедева, 1977) и торфоведы (Геолторфразведка, Ленинград).

Согласно районированию болот Н. Я. Каца (1971), весь север Кольского п-ова отнесен к провинции крупнобугристых болот, а остальная часть — к провинции северной тайги и лапландских аапа-болот (рис. 1).

Для бугристых болот региона, по данным Kihlman (1889), Цинзерлинга (1932, 1935) и Пьявченко (1955), характерны крупные бугры (3—4 м выс.), часто соединенные в гряды, не имеющие минерального ядра. Торф бугров верховой, сфагновый. В мочажинах преобладают осоки (*Carex rotundata*, *C. rariflora*), пушицы (*Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*). Наряду с буграми (в комплексе с ними) распространены грядово-мочажинные комплексы, что дало Цинзерлингу (1938) основание назвать такие болота аапа-бугристыми. Вместе с последними в провинции крупнобугристых болот встречаются плоско- и мелкобугристые болота, а также однородные по структуре сфагново-осоковые, кустарничково-осоково-сфагновые, кустарничково-морошково-сфагновые болота, занимающие ложбины стока, приозерные участки и т. д.

Для кольских аапа-болот, названных Цинзерлингом (1932, 1938) лапландскими с кольцевым и бескольцевым вариантами, характерна олиготрофная растительность гряд и кочек (кустарнички, *Baeothryon cespitosum*, *Molinia caerulea*, *Sphagnum fuscum*) и мезотрофная или евтрофная — мочажин (*Carex lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Sphagnum jensenii*, *S. lindbergii*). Иногда и гряды могут быть евтрофными, со сплошным ковром *Tomenthypnum nitens* или *Sphagnum warnstorfii*. По окрайке могут встречаться сосново-кустарничково-сфагновые сообщества.

Отмечается преобладание сосны, *Carex lasiocarpa* — на болотах юго-запада и *Carex rariflora* и *C. rotundata* — на востоке полуострова. Наряду с аапа-

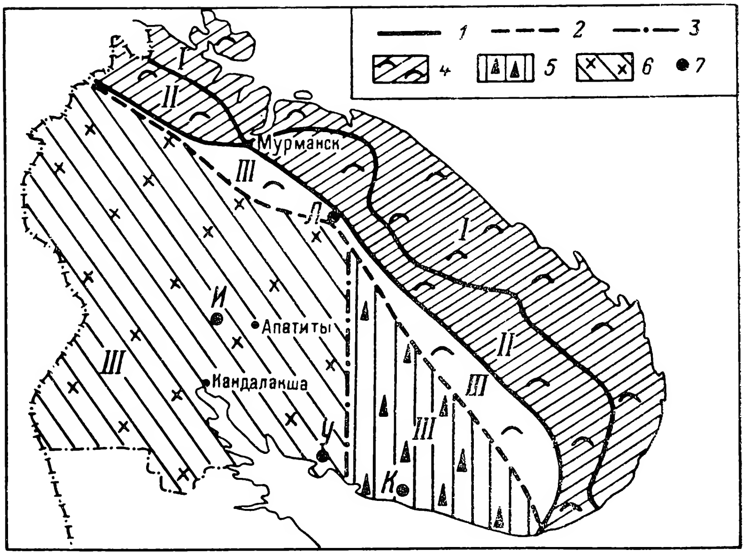


Рис. 1. Зональное подразделение и болотные провинции Кольского полуострова (Кац, 1971; Раменская, 1983; с дополнениями).

I — тундра, *II* — лесотундра, *III* — осветленные северотаежные леса; *1* — границы зон, *2* — южная граница массового распространения крупнобугристых болот (по данным автора), *3* — восточная граница сплошного распространения аапа-болот (по данным автора), *4* — провинция бугристых болот (по: Кац, 1971), *5* — район мелкобугристых и грядово-мочажинных верховых болот (по данным автора), *6* — провинция аапа-болот (по: Кац, 1971, без восточной части), *7* — районы работ экспедиций: *У* — Умба, *К* — Кашкаранцы-Варзуга, *И* — Имандра, *Л* — Ловозеро.

болотами встречаются верховые сосново-кустарничково-сфагновые с обилием *Betula nana* по ковру *Sphagnum fuscum* и *S. nemoreum*, а также с лишайниками, составляющими до 50 % напочвенного покрова.

Для торфяных залежей аапа-болот в разных перечисленных выше работах указывается мощность 1.5—2 м, а для бассейна Умбы — 0.7—1 м. По составу залежь низинная осоковая, осоково-хвощевая и др.

Отличия лапландских аапа от печорских, судя по литературным данным, — наличие в составе растительности пухоноса дернистого (*Baeothryon cespitosum*), обилие *Empetrum hermaphroditum*, лишайников, а от карельских — малая роль молинии и *Carex lasiocarpa*, наличие гипоарктиков *Carex rotundata* и *C. rariflora* в числе доминантов растительности мочажин (Цинзерлинг, 1938).

Опубликованных описаний растительности болот региона почти нет, за исключением единичных примеров в перечисленных выше работах. Исследования в разных районах проводились разными специалистами, что затрудняло создание общей картины закономерностей природы болот полуострова.

Для изучения растительности болот лесной части Кольского п-ова Болотным отрядом Северо-западной экспедиции Ботанического ин-та АН СССР (Ленинград), состоящим из 5 человек,[1] в июле—августе 1985 г. были проведены работы в 4 районах: в 2 — в пределах провинции аапа-болот и 2 — в провинции бугристых болот (рис. 1). В этих районах исследования болот проводились и ранее: в районе № 1 (Умба) леса и болота изучали в ходе маршрутов Салазкин (1934) и Доктуровский (1934); р-н № 2 (низовья р. Варзуги) посетил Regel (1923); в районе № 3 (оз. Имандра, Лапландский заповедник) изучения болот почти не проводили,[2] но немного севернее работали Ануфриев (1922), Цинзерлинг (1929) и Пьявченко (1955). Район № 4 (Ловозеро) посетила Любимова (1937) и опубликовала несколько описаний и стратиграфических разрезов бугров.

---

[1] Кроме автора в составе отряда участвовали геоботаники К. Р. Витко, В. А. Смагин, студент ЛГУ А. И. Зайцев и шофер и рабочий В. Н. Родионов.

[2] В работе Т. П. Некрасовой (1935) о растительности заповедника приведены 3 описания болотной растительности.

В ходе маршрута экспедиция обследовала 50 болот, на которых выполнено 270 описаний растительности, отобрано 350 образцов торфа, собран гербарий сосудистых растений, мхов и лишайников. К настоящему времени все материалы полностью обработаны.

Флора болот лесной полосы довольно бедна и насчитывает около 130[3] видов сосудистых растений, 40 видов бриевых и 32 вида сфагновых мхов, а также ряд видов лишайников и печеночных мхов. Состав флоры тундровых болот несколько иной, в этой статье он не рассматривается.

Основные черты флоры сосудистых растений следующие.

1. Бедный видовой состав. В Карелии на болотах отмечено 290 видов (Кузнецов, Кузьмина, 1982), на северо-западе РСФСР (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) — 350 (Боч, 1986). Обращает внимание отсутствие *Chamaedaphne calyculata*, бедность видов злаков, осок, разнотравья. Из орхидных отмечены лишь спорадически *Dactylorhiza maculata* и очень редко *Hammarbya paludosa* (1 раз — в Лапландском заповеднике) и *Gymnadenia conopsea.*

2. Большое число гипоарктических видов по сравнению с болотами Карелии и Ленинградской обл. Среди них как массовые, «активные» виды отмечены *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Baeothryon cespitosum*, а как единичные, но встречающиеся часто или спорадически — *Juncus stygius*, *J. triglumis*, *Carex adelostoma*, *Tofieldia pusilla*, *Selaginella selaginoides*, *Sanguisorba polygama.* Из арктоальпийских видов встречаются *Saxifraga aizoides*, *Bartsia alpina.* Ряд бореальных видов, обычных для болот Северо-Запада, отсутствуют или крайне редки (*Rhynchospora alba*, *Carex appropinquata*, *Iris pseudacorus*, *Calla palustris* и др.), но в целом во флоре преобладает бореальный элемент. Субатлантические виды имеются, но их немного: *Calluna vulgaris*, *Carex adelostoma*, *C. livida*, *Bartsia alpina*, *Saxifraga aizoides.*

3. К числу наиболее активных видов, встречающихся обильно во многих сообществах, относятся: *Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Betula nana*, осоки: *Carex lasiocarpa*,[4] *C. pauciflora*, *C. livida*, *C. vaginata*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Baeothryon cespitosum* и *B. alpinum*, *Molinia caerulea*, *Menyanthes trifoliata.* Довольно часто встречается на безлесных грядах и буграх черника, что для более южных регионов не характерно (там черника приурочена к сосновым олиготрофным болотам).

В числе видов бриофлоры также имеются гипоарктики: *Drepanocladus badius*, *D. revolvens*, *Sphagnum lindbergii*, занимающие здесь довольно активные позиции, а также субатлантический *S. subfulvum.* Наиболее массовые и часто встречающиеся виды мхов на болотах: *Drepanocladus exannulatus*, *D. badius*, *Calliergon stramineum*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum fuscum*, *S. nemoreum*, *S. papillosum*, *S. lindbergii.* Анализу флоры сфагновых мхов региона (по материалам нашей и картографической экспедиции БИНа) посвящена статья Е. О. Кузьминой (1987).

Типы болот

I. Аапа-болота.

Провинция лапландских аапа-болот расположена в основном в западной части полуострова в пределах полосы редкостойных лесов Варзуго-Терской ландшафтной провинции и Южно-кольской депрессии (р-н Имандры) (рис. 1)

---

[3] Помимо 100 видов, встреченных в описаниях, были добавлены виды из флористического списка М. Л. Раменской (1983), где для болот Кольского п-ва (вместе с Карелией) насчитываются тоже 100 видов, но 30 видов, отмеченных на болотах нами, у Раменской для болот не упомянуты.

[4] Впечатление Цинзерлинга (1938) о бедности лапландских аапа молинией и *Carex lasiocarpa* не подтвердилось.

(Атлас Мурманской области, 1971). Эта равнина с моренными и флювиогляциальными образованиями. Наиболее типично выраженные аапа-болота встречаются в районах Умбы и Имандры. Они имеют извилистую конфигурацию, часто сливаясь в системы, и занимают сточные котловины, террасы и их склоны, приозерные понижения, поймы рек. Поверхность болот вогнутая или плоская. Основная их площадь занята грядово-мочажинными или грядово-озерковыми комплексами, где гряды узкие (1—2м), плоские и низкие (до 0.2—0.3 м) и составляют до 50 % в комплексе с топкими, часто безмоховыми мочажинами.

Растительность гряд и кочек. Здесь чаще всего отмечены как мезотрофные, так и олиготрофные сообщества следующих осоково- и кустарничково-сфагновых ассоциаций: Menyantho trifoliatae—Sphagnetum fusci Blagoveschenskyi 36 ex Boč 89; Molinieto—Cariceto lasiocarpae Sphagnetum papillosi Blagoveschenskyi 36 ex Jurkovskaya 59. В мочажинах господствуют осоковые сообщества (Caricetum lasiocarpae, Caricetum rariflorae, Caricetum lividae), осоково-сфагновые (Cariceto rotundatae—Sphagnetum lindbergii, Cariceto rariflorae—Sphagnetum maji), шейхцериево-сфагновые (Scheuchzerio—Sphagnetum lindbergii), римпи с *Eriophorum vaginatum* или *Baeothryon cespitosum* и др.

Ниже приведены типичные описания 28^{а} и 28^{б} растительности гряды и мочажины аапа-болота за р. Лямуксой (25 км северо-восточнее пос. Умба).*

Описание 28^{а} (27 VII 1985). Гряда, выс. 0.3—0,4 м, шир. 2—3 м, ур. воды — 15 см, торф—0.8 м.

Pinus sylvestris f. *litwinowii* (2—3 м)	+
Juniperus communis	+
Betula nana	+
Andromeda polifolia	1
Empetrum hermaphroditum	1
Oxycoccus microcarpus	1
Carex lasiocarpa	8
C. dioica	+
C. livida	1
Eriophorum vaginatum	+
E. polystachion	+
Baeothryon cespitosum	1
B. alpinum	+
Molinia caerulea	3
Menyanthes trifoliata	10
Potentilla erecta	+
Drosera rotundifolia	5
Sphagnum fuscum	80
S. warnstorfii	10
S. subsecundum	+
Polytrichum strictum	+

Описание 28^{б} (27 VII 1985). Мочажина, шир. 2—3 м, ур. воды +2—1 см, торф — 0.4 м.

Carex livida	8
C. lasiocarpa	+
Menyanthes trifoliata	3
Baeothryon cespitosum	+
B. alpinum	1
Sphagnum subsecundum	+

---

* Цифры обозначают покрытие (%), знаком «+» обозначено покрытие менее 1 %.

Растительность лапландских аапа-болот напоминает таковую болот Северной Карелии в районе Лоухи и Кеми: здесь имеются такие же мезотрофные безлесные гряды, где наряду с болотным евтрофным разнотравьем (вахтой, сабельником, хвощами) обильны болотные кустарнички, а моховой покров сложен (*Sphagnum fuscum*, *S. papillosum*, *S. warnstorfii*, *S. subfulvum*), которые в более южных районах экологически несовместимы. Мочажины по составу растительности тоже сходны. По Цинзерлингу (1938), растительность карельских аапа более бедна кустарничками, и гипоарктики не играют в ней ведущей роли. По окрайкам аапа-болот имеется узкая (до 10—15 м) кайма сосново-кустарничково-сфагновых сообществ, характерная для кольцевых аапа-болот Цинзерлинга (1938).

Наряду с аапа-болотами, как уже отмечалось и другими исследователями, встречаются: 1) типичные верховые грядово-мочажинные болота с узкими высокими (до 0.5 м) вересково-морошково-лишайниково-сфагновыми (со *Sphagnum fuscum* и *S. nemoreum*) грядами и мочажинами римпи с *Eriophorum vaginatum* или *Baeothryon cespitosum* или шейхцериево-сфагновыми (*Sphagnum balticum*); 2) верховые кустарничково-пушицево-сфагновые с редкой сосной и лишайниками; 3) переходные осоково- и пушицево-сфагновые (*Sphagnum majus*, *S. riparium*); 4) дважды были встречены фрагменты мелкобугристых болот, не отмеченные здесь ранее: у Руг-ручья (на 12-ом км дороги Умба—Лямукса) и на 4-ом км старой дороги Лямукса—Кировск. Бугры занимают всего 20 % площади на болотах, их высота 0.9—1 м, площадь 1×5, 2×3, 5×2, 10×10 м, мерзлота на глубине 15—40 см. На буграх редкие сосны высотой 3—4 м, густые заросли *Empetrum hermaphroditum* и других кустарничков, морошки. Напочвенный покров сложен из *Sphagnum fuscum*, бриевых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*), лишайников. В топких понижениях между буграми сообщества Cariceto rotundatae—Sphagnetum lindbergii, Cariceto rariflorae — Sphagnetum maji.

В районе Умбы не раз была встречена на болотах сосна своеобразной формы. Высота ее 3—6 м, диаметр 12—13 см, ветви крючковидно изогнуты и имеют длину 3—4 м, опускаясь вниз и образуя шатер. Вершина такой сосны обычно отмерла и торчит в виде стержня. Очевидно, эта форма обусловлена отмиранием верхушки вследствие каких-то причин и разрастанием боковых ветвей. Единственное из известных мне упоминаний в литературе об этой форме сосны имеется у Г. М. Козубова (1962), который назвал ее *Pinus sylvestris* L. supsp. *lapponica* var. *umbellifera mihi*, т. е. зонтиковидной сосной. Автор отмечает, что эта сосна встречается в основном на Кольском п-ове и в северной части Карелии преимущественно на заболоченных участках, реже на песках и скалах. Сосна эта приурочена к олиготрофным сфагново-лишайниковым болотам с обилием болотных кустарничков и морошки. Нигде в других районах страны, где нам пришлось работать, таких сосен встречено не было. Наряду с ней встречаются и другие формы сосен (f. *uliginosa*, f. *litwinowii*).

Отличительной чертой лапландских аапа помимо наличия в них северных видов является их мелкозалежность: у большинства болот мощность залежи едва достигает 0.5—1 м, редко — 2 м. Она относится к низинному типу, осоковому, шейхцериевому, сфагновому видам строения, изредка попадаются переходные залежи (рис. 2).

Древесные торфа встречаются в виде небольших прослоек, преобладают топяные торфа травяной и моховой групп. Их разложение довольно значительно — 25—35 %. Особенность торфяных залежей — их сильная каменистость, иногда камни выступают на поверхность.

II. Бугристые болота.

Провинция крупнобугристых болот, по Кацу (1971), расположена в пределах тундры и лесотундры в северной части полуострова. Однако, как показывают литературные данные (Рихтер, 1934; Сумгин, 1934; Лаврова, 1935) и наши ис-

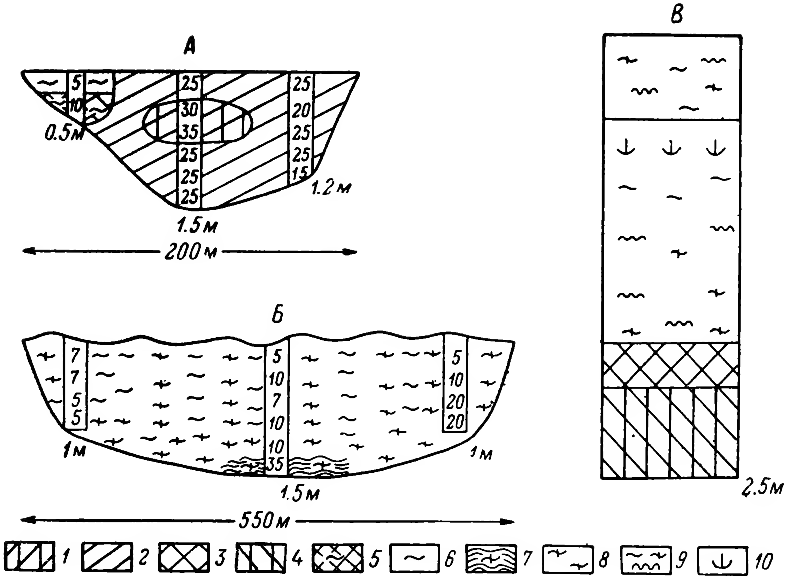


Рис. 2. Строение торфяной залежи.

А — типичное лапландское аапа-болото (усадьба Лапландского заповедника, при въезде), *Б* — поморское грядово-мочажинное верховое болото (у руч. Каботовского, 10 км восточнее мыса Корабль, 1.5 км севернее берега Белого моря), *В* — крупнобугристое болото у пос. Ловозеро. Виды торфа: низинные: *1* — древесно-осоковый, *2* — осоковый; переходные: *3* — осоковый, *4* — древесно-осоковый, *5* — осоково-сфагновый; верховые: *6* — сфагновый мочажинный, *7* — пушицево-сфагновый, *8* — фускум, *9* — комплексный, *10* — ангустифолиум. В столбиках (разрезы *А*, *Б*) — степень разложения торфа, %.

следования в районе низовий р. Варзуги, юго-восточная лесная часть полуострова также может быть отнесена к провинции бугристых болот, но выделена в подпровинцию мелкобугристых и верховых грядово-мочажинных болот (рис. 1). Бугры высотой до 1 м становятся здесь повсеместным явлением. Меридиональная граница подпровинции с провинцией лапландских аапа проходит по р. Оленице, западнее которой мелкие бугры встречаются очень редко, например, в районе Умбы.

1. В пределах подпровинции мелкобугристых болот заболоченность составляет около 80 %. Болота сплошь покрывают песчаные террасы Белого моря и различные депрессии. Среди них возвышаются одинокие незаболоченные островки разреженных березняков. Эти огромные болотные системы состоят как из грядово-мочажинных олиготрофных комплексов поморского типа (Цинзерлинг, 1938), так и из мелкобугристых: бугров и топей между ними. Высота бугров 0.9—1 м, они имеют форму гряд шириной 2—8 м, мерзлота (в августе) была на глубине 20—30 см. Растительность гряд и бугров исключительно олиготрофна и представлена ассоциацией Empetro—Sphagnetum fusci Du Rietz 21 с обилием морошки, вереска и лишайников. В мочажинах — Baeothryeto—Sphagnetum lindbergii, Cariceto rariflorae—Sphagnetum lindbergii, Caricetum rotundatae, Baeothryetum cespitosi и др. Как видно из этого перечня, моховой покров или состоит из сфагновых гипергидрофильных мхов, или отсутствует. Мочажины всегда талые. Описания растительности гряды, мочажины и бугров приведены ниже.

Описание 123[a] (9 VIII 1985). Гряда верхового болота у оз. Точиленного (северо-восточнее пос. Кашкаранцы Терского р-на), выс. 0.35 м, шир. до 10 м, ур. воды — 20 см, торф 1 м.

Betula nana	20
Calluna vulgaris	40

Ledum palustre	15
Empetrum hermaphroditum	30
Vaccinium uliginosum	5
V. vitis-idaea	5
V. myrtillus	5
Rubus chamaemorus	20
Andromeda polifolia	10
Oxycoccus microcarpus	3
Eriophorum vaginatum	+
Sphagnum fuscum	85
S. nemoreum	5
Dicranum elongatum	5
Cetraria islandica	+
Cladina arbuscula	3
C. stellaris	3
C. rangiferina	3

Описание $123^{б}$ (9 VIII 1985). Мочажины, там же, где $123^{а}$, ур. воды — —3+3 см, торф 0.9 м.

Eriophorum vaginatum	1
Carex rariflora	8
Drosera rotundifolia	+
D. anglica	+
Andromeda polifolia	1
Vaccinium uliginosum	+
Oxycoccus palustris	+
Sphagnum lindbergii	90
S. nemoreum	1
Cladopodiella fluitans	8

Описание 125 (9 VIII 1985). Мелкий грядообразный бугор у берега оз. Точиленного, выс. 0.8 м, шир. 8 м, дл. 40 м.

Andromeda polifolia	5
Betula nana	15
Calluna vulgaris	15
Rubus chamaemorus	15
Empetrum hermaphroditum	20
Ledum palustre	1
Drosera rotundifolia	1
Vaccinium uliginosum	3
V. myrtillus	3
V. vitis-idaea	3
Oxycoccus microcarpus	+
Carex magellanica	+
C. rariflora	+
Eriophorum vaginatum	+
Sphagnum fuscum	40
S. magellanicum	15
S. nemoreum	5
Pohlia sp.	1
Cladonia pyxidata	45
Cladina arbuscula	
C. rangiferina	
C. stellaris	
Cetraria nivalis	

Флора этих болот много беднее, чем аапа-болот. Кустарнички (вереск, андромеда, вороника), морошка сохраняют здесь высокую активность, так же как и *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Baeothryon cespitosum*. Обильными делаются *Eriophorum russeolum* и *Carex aquatilis*. Торфяная залежь неглубока — 0.5—1.5 м и сложена исключительно верховыми сфагновыми и пушицево-сфагновыми торфами невысокой степени (5—10 %) разложения. Под грядами это фускум залежь, под мочажинами — сфагновая мочажинная, причем дифференциация торфов под грядами и мочажинами начинается почти со дна (рис. 2). Бугры также сложены сфагновым торфом. В этом районе встречаются и торфяные плато — одна из разновидностей бугристых болот — до 0.5 км дл. Наличие бугристых болот в районе Варзуги и далее к востоку свидетельствует уже о наличии здесь островной вечной мерзлоты (Рихтер, 1934; Сумгин, 1934; Лаврова, 1935).

Помимо болот перечисленных типов в подпровинции отмечены осоково-сфагновые переходные болота, а также осоково-сабельниковые со сплошным покровом *Drepanocladus* sp. и *Calliergon* sp. без торфа или маломощноторфяные (до 0.75 м), расположенные меж береговых валов по берегу Белого моря.

2. Подпровинция крупнобугристых болот совпадает с территориями тундры и лесотундры (рис. 1), но уже на севере редкостойных лесов, например в р-не Имандры, Ловозера, начинают попадаться крупные (3—4 м) бугры (Цинзерлинг, 1929; Пьявченко, 1955). Нами эти болота были описаны близ Ловозера и в верховьях р. Вороньей, где они занимают большие площади. Высота бугров 3—4 м, ширина 15 м, часто они имеют форму гряд. Растительность их в отличие от растительности мелких бугров лишена сфагновых мхов, напочвенный ярус образуют бриевые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum congestum* и др.), а в травяно-кустарничковом ярусе обильны кустарнички (*Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Empetrum hermaphroditum*), иногда морошка (оп. 180^{a}). Древесной растительности нет. Многие бугры сильно эродированы, глубина мерзлоты 0.3 м. В мочажинах — ассоциации Sphagnetum lindbergii или Caricetum rostratae и Caricetum rotundatae (без мохового покрова). Имеются также и торфяные плато.

Описание 180^{a} (18 VIII 1985). Бугор на болоте у Ловозера, выс. 3 м, дл. — 30 м, шир. — 15 м, торф — 2 м.

Betula subarctica (1.5 м)	+
B. nana (1 м)	10
Vaccinium uliginosum	1
V. vitis-idaea	5
V. myrtillus	+
Ledum palustre	8
Empetrum hermaphroditum	20
Rubus chamaemorus	5
Pleurozium schreberi	+
Dicranum congestum	10
Ptilidium ciliare	+
Cetraria nivalis	40
C. cucullata	+
Cladina arbuscula	+

Торфяная залежь крупных бугров в основном сфагновая, в нижней трети — древесно-осоковая, переходная (рис. 4). В районе Ловозера встречаются и мелкобугристые болота (высота бугров до 1 м) с грядообразными буграми. Их растительность такая же, как на мелких буграх предыдущей подпровинции. Торфяная залежь бугров сфагновая, понижений — осоково-сфагновая. В одном массиве с бугристыми комплексами всегда расположены и грядово-мочажинные, но это отнюдь не аапа-комплексы (последние в этом районе встречаются, но крайне редко), а олиготрофные комплексы гряд с кустарничками и *Sphagnum fuscum* и осоково-сфагновых мочажин (Eriophorum russeolum—Sphagnum lindbergii, Carex rotundata—Sphagnum riparium и т. п.). Их торфяная залежь мелкая (0.4—1 м), олиготрофная: фускум вида — под грядами, сфагновая мочажинная или осоковая переходная — под мочажинами, ее отличает сильная каменистость.

Флора болот Ловозера несколько богаче, чем из района Варзуги, здесь больше мезотрофных участков, кроме того, появляются арктоальпийская *Saxifraga aizoides* и гипоарктики (*Carex adelostoma*, *Eriophorum russeolum*), которые становятся одними из активных видов. На буграх отмечены северные лишайники: *Cetraria nivalis* и *C. cucullata*, *Cornicularia divergens* и др.

III. Склоновые, висячие болота.

Наши исследования проходили в равнинной части полуострова, болота горных массивов (Хибинских, Ловозерских гор) нами не посещались, за исключением массива Чунатундра в районе оз. Имандра на территории Лапландского заповедника. Здесь были описаны горные болота Чунатундры, возвышающейся над усадьбой заповедника, и г. Сейдночорр. Болота занимают ложбины стока довольно крутых склонов (до 10°) и террасы, сливаясь в системы, достигающие длины до 100 м при ширине каждого болота 20—40 м. Расположены они на границе леса (400 м над ур. моря) среди березовых криволесий с черникой и выше — среди кустарничковых тундр. Растительность этих болот носит своеобразный характер. Здесь были описаны следующие сообщества: ивово-белоусово-сфагновые (Saliceto glauci—Sphagnetum teresi) с субассоциациями Cirsium heterophyllum и папоротниковой — Athyrium destintifolium, пушицево-бриевые (Eriophoreto polystachii—Drepanocladietum exannulati), ивово-осоково-сфагновые (Saliceto glauci—Sphagnetum warnstorfii). Торф очень маломощен (15—20 см), но влажность его значительна, местами вода даже выходит на поверхность в виде небольших лужиц, особенно на притеррасных участках. Отличие горных болот — присутствие в составе растительности евтрофного болотного разнотравья (*Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Archangelica officinalis*, *Crepis paludosa*), субатлантического вида *Cicerbita alpina*, обычных болотных кустарничков (*Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*) и пустошных злаков — *Molinia caerulea* и *Nardus stricta*, а также *Juncus filiformis*. Местами встречаются густые заросли папоротника *Athyrium destintifolium*. Моховой покров сплошь состоит из сфагновых мхов (*Sphagnum teres*, *S. warnstorfii*, *S. angustifolium*), примесь *Drepanocladus* sp., *Calliergon sarmentosum* незначительна. Такие болота Ю. Д. Цинзерлинг (1938) называет горно-лапландскими аапа, с чем вполне можно согласиться.

Результаты маршрутных исследований болот лесной полосы Кольского п-ова показали, что для них характерны следующие черты.

1. Преобладание здесь 4 основных типов болот: лапландских аапа в западной части полуострова, мелкобугристых — в юго-восточной и крупнобугристых вдоль северной границы лесной зоны. В юго-восточных районах большие площади занимают верховые грядово-мочажинные болота поморского типа, описания которых с Кольского п-ова нам были неизвестны.

2. Флористическая бедность (в 2 раза беднее болот Карелии и в 3 раза — Ленинградской обл.), значительное участие гипоарктических видов, в том числе среди доминантов (*Carex rariflora*, *C. rotundata*, *C. livida*, *Eriophorum russeolum* и др.), а из мхов — *Sphagnum lindbergii*, *Drepanocladus badius*, а также субатлантических видов (*Calluna vulgaris*, *Saxifraga aizoides*, *Cicerbita alpina*, а из мхов — *Sphagnum subfulvum*).

3. Пестрота растительного покрова, характеризующегося полидоминантностью, слабым развитием древесного яруса, участием лишайников и печеночных мхов, особенно на верховых и бугристых болотах. В числе доминантов часто оказываются гипоарктики как среди сосудистых растений, так и мхов.

4. Торфяные залежи аапа, мелкобугристых и грядово-мочажинных верховых болот очень мелкие — 0.5—1 м (редко до 2 м) и отличаются однородностью строения и каменистостью. На аапа-болотах преобладают низинные осоковые, шейхцериевые, осоково-сфагновые залежи, на верховых болотах — фускум и сфагновые мочажинные, на бугристых болотах — сфагновые верховые и переходные, реже — топяно-лесные смешанные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев Г. И. О болотах Кольского полуострова. Петроград: Изд-во Геогр. ин-та, 1922. 76 с. — *Атлас* Мурманской области. М.: ГУГК, 1971. 33 с. — *Боч М. С.* Флористический анализ болот // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. Таллинн: Изд-во АН ЭССР, 1986. С. 21—30. — *Варлыгин П. Д.* Торфяные болота Кольского полуострова // Тр. ЦТОС. 1936. Т. 1. С. 127—139. — *Властова Н. В.* Материалы по познанию торфяных залежей Мурманской области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1945. 20 с. — *Властова Н. В.*, *Никонов М. Н.* Торфяное месторождение на берегу озера Нюд-Ярв и перспектива его использования // Отчет о работе Кольск. торф. эксп. М., 1940. Вып. 1. С. 110—130. — *Доктуровский В. С.* По реке Умбе и реке Вороньей (пересечение Кольского п-ова в 1924 г.) // Землеведение. 1934. Т. 36, вып. 3. С. 289—301. — *Докукин М. В.* Болота Северной Карелии и Мурманского края // Бюл. отд. землеведения. 1929. № 26. 72 с. — *Елина Г. А.*, *Лебедева Р. М.* Голоценовая динамика ландшафтных зон Северо-Запада // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 148—153. — *Кац Н. Я.* Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 293 с. — *Козубов Г. М.* Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1962. 16 с. — *Константинова Г. С.* О бугристом рельефе торфяников на Кольском полуострове // Тр. Ин-та мерзлотоведения им. В. А. Обручева. 1953. Т. 13. С. 120—130. — *Кузнецов О. Л.*, *Кузьмина Г. Н.* Флора болот Карелии // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов европейской части СССР: Тез. конф. мол. учен. биологов. Петрозаводск, 1982. С. 31—33. — *Кузьмина Е. О.* О распространении сфагновых мхов на болотах лесной зоны Мурманской области // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1365—1370. — *Лаврова М. А.* Заметка о нахождении вечной мерзлоты на южном берегу Кольского полуострова // Тр. комис. по изуч. вечной мерзлоты АН СССР. 1935. Т. IV. С. 253—255. — *Лебедева Р. М.* Палинологические уровни в голоценовых отложениях Кольского полуострова и их абсолютная хронология // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода севера европейской части СССР. Петрозаводск, 1977. С. 34—40. — *Любимова А. А.* Растительность и почвы побережья озера Ловозеро (Кольский полуостров) // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 345—389. — *Маляревский К. Ф.* Колонизационные обследования территории, отведенной Мурманской ж. д. // Отчет. сб. за 1924—1925 гг. Л., 1926. С. 113—177. — *Некрасова Т. П.* Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Лен. о-ва естествоиспытателей. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 237—272. — *Никонов М. Н.*, *Смиренский А. А.* Торфяные месторождения юго-восточной части Кольского полуострова // Торфян. пром-сть. 1945. № 7. С. 18—19. — *Пьявченко Н. И.* Бугристые торфяники. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 279 с. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с. — *Рихтер Г. Д.* Некоторые сведения о торфяных буграх в районе Нюдозера // Тр. комис. по изуч. веч. мерзлоты. 1934. Т. III. С. 121—126. — *Салазкин А. С.* Естественные кормовые угодья Мурманского округа // Сов. оленеводство. 1934. № 1. С. 9—63. — *Салазкин А. С.* Очерк растительности бассейна реки Умбы // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 69—140. — *Сумгин Н. И.* К вопросу о вечной мерзлоте в торфяных буграх на Кольском полуострове // Тр. комис. по изуч. веч. мерзлоты. 1934. Т. III. С. 107—116. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Результаты исследования болот и некоторых других геоботанических наблюдений в районе оз. Имандра // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. Л.: Нов. деревня, 1929. С. 147—156. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморф. ин-та АН СССР. 1932. Вып. 4. 377 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова // Тр. СОПС. Сер. Кольская. 1935. Вып. 110. С. 3—150. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 355—428. — *Шляков Р. Н.*, *Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР, 1982. 227 с. — *Kihlman A. O.* Pflanzenbiologische Studien aus Russischen Lappland // Acta Soc. Fenn. 1889. Vol. 6, N 3. S. 61—263. — *Regel K.* Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. 1. Lapponia Varsugae // Mem. Fac. Sci. Univ. Zit. 1923. 246 S. — *Regel K.* Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola // Feddes Repert. 1935. Beih. 82. Lief. 1. 160 S.

**Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.**

Получено 13 II 1987.

УДК 581.524.346 : 581.526.33

С. И. Грабовик

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БОЛОТНЫХ МАССИВОВ МЕЗОТРОФНОГО ТРАВЯНО-СФАГНОВОГО ТИПА ПОД ВЛИЯНИЕМ ОСУШЕНИЯ

S. I. GRABOVIK. PLANT COVER DYNAMICS IN MIRE COMPLEXES OF MESOTROPHIC HERBSPHAGNUM TYPE UNDER THE EFFECT OF DRAINAGE

Проведенные исследования дают представление о динамическом процессе, происходящем в растительном покрове осушенных болот. Описываются изменения видового состава и структуры растительного покрова через 5 и 13 лет после осушения. Выявлено, что осушение прежде всего сказывается на видовом составе, жизненности и степени проективного покрытия растений, особенно эдификаторов. Изменение экологических условий со временем приводит к нарушению фитоценотических связей в существующих ценозах и замене их другими, более соответствующими новым экологическим условиям.

В советской литературе довольно широко освещаются вопросы антропогенной динамики растительности болот (Сабардина, 1950; Ниценко, 1951; Гузлена, 1963; Елисеева, 1963, 1964; Буш, Аболинь, 1964, 1968; Платонов, 1967; Парфенов, Ким, 1976; Аболинь, 1977; Балашев и др., 1982). В южной Карелии комплексное изучение болот и заболоченных лесов в естественном состоянии и под влиянием осушения начато в 1970 г. С этой проблемой связаны лишь немногие работы (Юрковская, 1963; Елина, 1977; Вайнблат, 1982; Елина и др., 1984; Грабовик, 1985).

Материалы и методика

Научно-исследовательские работы по изучению влияния осушения проводили на болотных массивах Киндасовского научного стационара, занимающего типичный участок Шуйской равнины (Пряжинский р-н Карельской АССР). Территория стационара входит в подзону европейско-западносибирских средне- и южнотаежных сосновых лесов в сочетании со сфагновыми болотами (Геоботаническая карта СССР, 1954). Поверхность территории ровная, местами усложненная плоскими невысокими грядами. Она наклонена в меридиональном направлении к р. Шуя. Мощность четвертичного покрова на Шуйской равнине в пределах территории стационара возрастает с севера на юг от 20 до 100 м (Экман, 1968). Заболоченность района высокая (20—50 %). Болотами занято 29 %, заболоченными лесами — 19, суходольными лесами — 52 % территории. Болота формировались в сточных котловинах, им свойствен преимущественно периферическо-олиготрофный ход развития (Елина, 1977).

В климатическом отношении территория стационара характеризуется следующими средними многолетними данными: продолжительность вегетационного периода — 148 дней, температура воздуха за вегетационный период — 11.7 °C, количество атмосферных осадков за год — 565 мм, за вегетационный период — 316 мм (Чесноков, 1979). По литературным данным (Нестеренко, 1971; Нестеренко, Пьявченко, 1974), в течение вегетационного периода испаряется воды больше, чем поступает с атмосферными осадками. Дефицит влаги равен в среднем 108 мм (Нестеренко и др., 1976).

Стационарные исследования болот проводили в два этапа.

На первом этапе основное внимание уделяли изучению естественной растительности. На основании анализа аэрофотоснимков (аэроназемный метод Е. А. Галкиной, 1959, 1966, 1969) устанавливали соотношение фаций (в понимании Лопатина, 1954; Галкиной, 1959) на болотах. На выделенных по аэрофотоснимкам фациях проводили геоботанические описания (Полевая геоботаника, 1964, и др.), устанавливали формы микрорельефа и процент занимаемой ими площади, измеряли уровень грунтовых вод (УГВ). Структура растительного покрова исследовалась на доминирующих фациях всех изучаемых типов болотных массивов, выделенных в южной Карелии в естественном состоянии (Елина и др., 1984). В последующие годы часть болот была осушена.

Второй этап, который начался в 1980 г., характеризуется детализацией ранее выполненных исследований; внимание акцентировалось на динамике растительного покрова, структуре и биологической продуктивности доминирующих фаций болотных массивов в первое десятилетие после осушения.

В пределах изучаемых фаций выбирали наиболее типичные для них участки (по форме микрорельефа и растительному покрову) — пробные площади, на которых в последующие годы вели постоянные наблюдения. Размеры пробных площадей (от 50 до 150 м^2) зависели от сложности структуры фаций и величины отдельных элементов микрорельефа. Всего было заложено 11 пробных площадей, на которых выполняли геоботанические описания, отбирались образцы торфа на ботанический состав и степень разложения. Горизонтальная структура растительного покрова исследовалась методом крупномасштабного картирования. Наблюдения за динамикой видового состава растительного покрова вели на постоянных метровых площадках, расположенных в пределах изучаемой фации. Проведенные нами исследования показали, что сукцессии растительного покрова в значительной степени зависят от типа болот.

Характеристика болотной фации

В данной статье мы остановимся лишь на болотных массивах, относящихся к мезотрофному травяно-сфагновому типу периферически-олиготрофного развития. Одним из таких болот является «Близкое» (площадь 10 га), осушенное в 1970 г. сетью открытых канав, проложенных через 160 м. Размеры канав внушительные: ширина по верху до 3 м, глубина 1.2—1.3 м, глубина воды в канавах 0.2—0.3 м. В настоящее время они заросли травянистой растительностью.

При исследовании болота, проведенном до его осушения, был выделен ряд фаций. Среди них в центральной открытой части болота доминировала мезотрофная кочковато-топяная фация Herbeto-Sphagneta subsecundi+Sphagneta magellanici, занимавшая 48 % его площади. При геоботаническом описании была отмечена хорошо выраженная микрокомплексность растительного покрова. Во флористическом составе фации отмечено 30 видов: деревьев — 2, кустарничков — 5, трав — 16, мхов — 7. Сосна и береза (высотой в среднем до 2 м) приурочены в основном к повышенным формам микрорельефа. Из-за малой сомкнутости и угнетенного состояния древостой не имел эдификаторного значения. В травяно-кустарничковом ярусе повышений доминировали *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Menyanthes trifoliata* L.[1] Эдификатором мохового покрова являлся *Sphagnum magellanicum* Brid., соэдификатором *S. angustifolium* C. Jens.[2] К доминантам понижений относились *Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza* Ehrh., *Menyanthes trifoliata*. *Sphagnum subsecundum* Nees. распределялся небольшими пятнами. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса повышений 90, мхов — 100 %, понижений — соответственно 90 и 40 %. В мочажинах в течение вегетационного периода УГВ колебался от 0 до +5 см, на повышениях — на 15—25 см ниже поверхности сфагнового ковра (табл. 1, 2).[3] Строение торфяной залежи свидетельствует о молодости кочек, под которыми, равно как и под мочажинами, залежь однотипная — осоковая с включениями остатков *S. magellanicum*, *S. subsecundum*, *S. angustifolium* (0.25 м). Глубже — осоковый низинный торф с небольшим количеством (до 20 %) остатков вахты. Мощность торфяной залежи не превышает 2 м. Подстилается залежь голубой вязкой глиной.

---

[1] Названия цветковых растений приводятся по М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982).

[2] Названия сфагновых мхов приводятся по: А. Л. Абрамова и др., 1961.

[3] Фитоценозам и их фрагментам присвоены постоянные номера, которые приводятся в таблицах, тексте и на рис. 1.

Растительный покров мезотрофной кочковато-топяной фации был представлен сообществами кочек, ковров и мочажин. Анализ геоботанических описаний фации позволил выявить следующую пространственную картину структуры растительного покрова. Подавляющую часть фации (70 %) занимали сообщества мочажин и ковров — Carex lasiocarpa—Menyanthes trifoliata и Carex lasiocarpa—Sphagnum subsecundum (см. табл. 2). Бедность их флористического состава определялась обводненностью (УГВ — выше поверхности сфагнового покрова до +5 см). Сфагновый покров рыхлый, несплошной. В менее обводненных частях мочажин, примыкающих к кочкам, встречались *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Comarum palustre* L., *Salix myrtilloides* L. Растительный покров кочек был представлен фитоценозами Chamaedaphne calyculata+Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum+S. angustifolium (табл. 2).

Результаты исследований и обсуждение

Начавшееся в 1970 г. осушение болотного массива отразилось на видовом составе и структуре растительного покрова фации.

В первые пять лет после осушения на кочках не произошло существенного изменения в проективном покрытии *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia* L., *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, относящихся к гидрофильно-психрофильной группе растений, приспособленных к резкопеременному режиму увлажнения (Лопатин, 1972, 1973). Немного увеличилось проективное покрытие *Oxycoccus palustris* Pers. При понижении УГВ *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium* чутко реагируют на изменение гидрологического режима (Цинзерлинг, 1938), в связи с этим на кочках в первые годы после осушения уменьшается жизненность сфагновых мхов. Кустарничковый ярус более приспособлен к колебаниям УГВ, даже улучшает свой рост, так как незначительные колебания УГВ не выходят за пределы обычных экологических условий его произрастания. В результате снижения УГВ по окрайкам кочек наблюдалось повышение участия *Calamagrostis neglecta*.

На коврах в связи с понижением УГВ из растительного покрова исчезают гипергидрофильные виды *Carex chordorrhiza*, *C. rostrata* Stokes, *Sphagnum subsecundum* и интенсивно развивается мезотрофное разнотравье.

Анализ динамики растительного покрова мочажин показал, что на их месте, где до осушения доминировали *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, в первые 5 лет после осушения образуются ковровые ценозы из мезотрофного разнотравья, которое распространяется особенно интенсивно с помощью вегетативного размножения. Ослабляется жизненность и обилие *Carex lasiocarpa*. В связи с этим вполне правомерны выводы Н. Г. Солоневич о том, что «значительное увеличение мощности слоя растительных остатков над уровнем грунтовых вод и их уплотнение, по-видимому, не благоприятствуют развитию *Carex lasiocarpa* тем более, что на таких местообитаниях начинается сильное разрастание других растений, укореняющихся в этом слое. Вероятно, это одна из причин, обусловливающих постепенное исчезновение *Carex lasiocarpa* с тех местообитаний, где она . . . пользовалась широким распространением» (Солоневич, 1956 : 351), что подтверждается и нашими наблюдениями. Но при длительном осушении и малодейственной осушительной сети участие ее отчасти восстанавливается благодаря особенностям корневой системы (длинное корневище, наличие воздухоносных полостей). Особенно это заметно во влажные

ТАБЛИЦА 1

Динамика видового состава и проективного покрытия (%) растений фитоценозов мезотрофной кочковато-топяной фации Herbeto—Sphagneta subsecundi+Sphagneta magellanici за 13 лет осушения

Видовой состав	До осушения			После осушения									
				через 5 лет				через 13 лет					
	Номера фитоценозов и их фрагментов												
	1^A	2^A	7^A	1	2	3	7	8	4	5	6	7	9
Pinus sylvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—
Betula pubescens	—	—	un	sp	—	sp	—	cop	cop	—	—	—	sol
Salix myrtilloides	+	5	10	+	20	10	5	—	5	45	30	—	—
Salix sp.	+	—	+	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata	+	+	25	—	5	+	15	15	—	—	—	20	20
Andromeda polifolia	+	5	10	—	5	—	5	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus palustris	—	+	20	—	10	—	30	—	—	—	—	20	—
Итого	+	10	65	+	45	10	55	15	5	45	30	40	20
Calamagrostis neglecta	+	—	+	10	10	10	15	+	50	30	35	15	+
Carex lasiocarpa	40	15	10	15	10	10	5	—	5	10	10	5	—
C. acuta	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. limosa	+	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. chordorrhiza	10	20	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. rostrata	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum angustifolium	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	25	20	10	10	15	—	10	—	5	5	10	5	—
Comarum palustre	5	5	+	5	5	—	5	—	40	—	25	+	—
Caltha palustris	+	+	—	5	—	—	—	—	+	—	+	—	—
Naumburgia thyrsiflora	2	+	5	5	+	—	+	—	+	—	+	+	—
Calestania palustris	3	+	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	—
Galium palustre	+	+	—	—	—	10	—	—	—	—	20	—	—
Epilobium palustre	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—
Equisetum palustre	+	5	—	5	+	+	+	—	+	—	+	—	—
E. fluviatile	+	5	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—	—
Итого	90	75	25	55	40	30	35	—	100	45	100	25	+
Sphagnum magellanicum	—	—	70	—	—	—	80	70	—	—	—	45	—
S. angustifolium	—	—	25	—	—	—	20	20	—	—	—	5	—
S. subsecundum	—	35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum alpestre	—	—	—	—	—	—	+	5	—	—	—	—	5—10
Calliergon stramineum	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	5
Aulacomnium palustre	—	—	5	—	—	—	—	5	—	—	—	—	5—10
Drepanocladus sp.	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого	5	35	100	—	—	—	100	100	—	—	—	50	25

Примечание. Фитоценозы 1^A, 2^A, 7^A до осушения не картировались.

ТАБЛИЦА 2

Изменения структуры растительного покрова мезотрофной кочковато-топяной Herbeto—Sphagneta subsecundi+Sphagneta magellanici фации под влиянием осушения

№ фитоценоза	Фитоценозы и их фрагменты	Микрорельеф	До осушения			После осушения					
			УГВ, см		Площадь, %	через 5 лет			через 13 лет		
						УГВ, см		Площадь, %	УГВ, см		Площадь, %
			от	до		от	до		от	до	
1^{A}	Carex lasiocarpa—Menyanthes trifoliata	Мочажина	+2	+5	55	—	—	—	—	—	—
2^{A}	Carex lasiocarpa—Sphagnum subsecundum	Ковер	0	1	15	—	—	—	—	—	—
1	Carex lasiocarpa+Calamagrostis neglecta—Menyanthes trifoliata	Ковер	—	—	—	2	22	58	—	—	—
2	Carex lasiocarpa+Calamagrostis neglecta—Salix myrtilloides	Ковер	—	—	—	2	19	18	—	—	—
3	Carex lasiocarpa+Calamagrostis neglecta—Galium palustre	Ковер	—	—	—	2	19	14	—	—	—
4	Calamagrostis neglecta—Comarum palustre	Ковер	—	—	—	—	—	—	14	24	27
5	Calamagrostis neglecta—Salix myrtilloides	Ковер	—	—	—	—	—	—	15	30	54
6	Calamagrostis neglecta—Galium palustre	Ковер	—	—	—	—	—	—	10	25	6
7^{A}	Chamaedaphne calyculata+Andromeda polifolia—Sphagnum angustifolium+S. magellanicum	Кочки	13	25	30	—	—	—	—	—	—
7	Chamaedaphne calyculata+Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum	Кочки	—	—	—	17	44	19	20	45	8
8	Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Sphagnum magellanicum	Приствольные кочки	—	—	—	17	50	1	—	—	—
9	Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata	Приствольные кочки	—	—	—	—	—	—	25	50	5

Примечание. Знак «+» означает, что УГВ выше поверхности сфагнового покрова, отсутствие знака «+» — УГВ ниже поверхности. Фитоценозы 1^{A}, 2^{A}, 7^{A} до осушения не картировались.

годы. Разрастанию *Carex lasiocarpa* способствуют также маломощная залежь и удовлетворительная проточность. Фитоценотическая роль *Carex lasiocarpa* ослабевает, жизненность растений понижается, высота становится меньше (30 см), осока не цветет, но участие ее в покрове еще значительное.

Травяно-кустарничковый ярус наглядно отражает изменения не только почвенно-гидрологического режима, но он не менее чувствителен и к изменениям, происходящим под влиянием осушения в древесном ярусе.

Betula pubescens Ehrh., *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst. — пионерные породы естественного облесения после осушения. Наиболее благоприятными для этого процесса являются первые годы после осушения. В первый пятилетний период отмирает большинство болотных растений, главным образом гипергидрофильные сфагновые мхи и осоки обильно увлажненных местообитаний. А гидромезофильные и мезофильные виды (конкуренты всходов древесных пород) в это время еще не получают широкого распространения. Происходит мас-

ТАБЛИЦА 3

Естественное возобновление древостоя на мезотрофной древесно-травяной фации Betuleto—Herbeta через 13 лет после осушения (экз. на 1 га)

Виды	Диаметр стволов, см						
	0—2.0	2.1—4.0	4.1—6.0	6.1—8.0	8.1—10.0	10.1—12.0	12.1—14.0
Betula pubescens	2500	8950	400	200	100	200	500
Pinus sylvestris	700	300	200	100	100	100	—
Picea abies	900	—	—	—	—	—	—

совый занос семян березы пушистой, которые попадают в благоприятную для прорастания среду. Число особей березы высотой от 0.5 до 5.5 м достигает 3400 экз. на га (в основном это всходы и подрост).

Для более детального изучения горизонтальной структуры растительного покрова фации и изменения ее под влиянием осушения (через 5 лет после осушения) было сделано крупномасштабное картирование центрального участка фации размером 10×15 м (табл. 2, рис. 1). Анализ картирования и геоботанических описаний позволил выделить следующие фитоценозы и их фрагменты. В кочковато-равнинной фации, образовавшейся на месте кочковато-топяной, кочки стали занимать 20 % площади фации, часть которой облесена березой и сосной. На этих кочках представлены фрагменты различных фитоценозов. Высокие их приствольные части заняты Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata—Sphagnum magellanicum (табл. 2: № 8), более низкие кочки — Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum+S. angustifolium (№ 7). Ровный участок — ковер (58 % площади) — Carex lasiocarpa+Calamagrostis neglecta—Menyanthes trifoliata (№ 1). Осоково-вейниковые ассоциации характерны для осушенных болотных массивов. Появляются фрагменты фитоценозов Carex lasiocarpa+ +Calamagrostis neglecta—Salix myrtilloides (№ 2) и Carex lasiocarpa+Calamagrostis neglecta—Galium palustre (№ 3), которые соответственно занимают 18 и 4 % площади фации (табл. 2, рис. 1). Осоково-вейниково-вахтовая ассоциация является неустойчивой. На данном этапе осушения в серии сукцессий растительного покрова на месте мезотрофной кочковато-топяной Herbeto—Sphagneta subsecundi+Sphagneta magellanici фации формируется мезотрофная кочковато-равнинная Herbeta+Sphagneta magellanici с редкой березой фация.

При дальнейшем действии осушения (10 лет и более) на повышениях усиливаются процессы разложения торфа, растения гидрофильно-психрофильной группы угнетаются, конкуренция с их стороны практически устраняется. В результате уплотнения торфа происходит сглаживание микрорельефа, что положительно сказывается на росте и развитии *Calamagrostis neglecta*, который активно разрастается на месте бывших кочек.

На коврах и бывших мочажинах *Carex lasiocarpa* вытесняется *Calamagrostis neglecta*, который образует различные производные ассоциации на месте осоково-травяных. При более продолжительном сроке осушения (10—15 лет) на месте редкой тонкоствольной березы пушистой формируется смешанный древостой высотой 10—15 м до 15 250 экз. на га, главным образом выросший после осушения. Из них 2500 экз. на га подроста. Снижение количества подроста мы объясняем большой задернованностью почвы, что подтверждается и литературными данными (Ефремов и др., 1976; Бельков, Козлов, 1977). В общее число деревьев входит 500 экз. на га березы высотой до 20 м и выше, которая в основном произрастала до осушения, возраст 30—40 лет. После осушения кроме березы появились сосна обыкновенная (1500 экз. на га, высота от 1.5 до 6.5 м, годичный прирост 13—49 см) и ель сибирская (до 900 экз. на га, высота от 0.2 до 1.2 м, годичный прирост в среднем 17 см) (табл. 3).

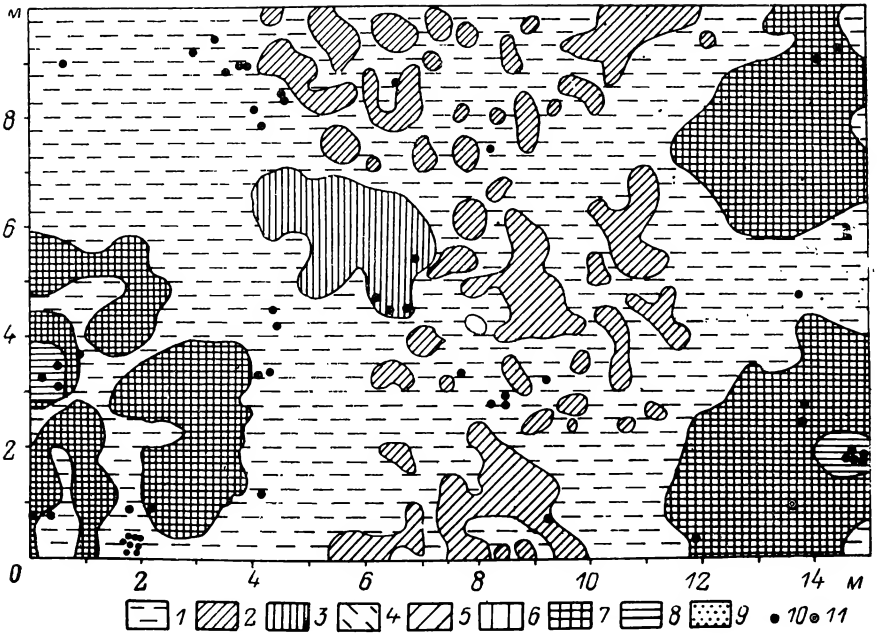


Рис. 1. Горизонтальная проекция болотной фации Herbeta+Sphagneta magellanici с редкой березой (через 5 лет после осушения).

1—9 — фитоценозы и их фрагменты (см. табл. 2), *10* — береза, *11* — сосна.

Рост деревьев на осушенных болотных фациях зависит от вида торфа, зольности и степени его разложения. Косвенное влияние оказывает и глубина торфяной залежи (Пьявченко, Сабо, 1961; Пятецкий, 1964, и др.). Через 16 лет после осушения (торф в верхнем горизонте 0—10 см сфагновый переходный со степенью разложения 25 % и зольностью 14.6 %, табл. 4) сформировалась древесно-травяная фация.

Повторное крупномасштабное геоботаническое картирование участка было сделано через 13 лет после осушения. Анализ картирования и геоботанических описаний позволил выделить 5 ассоциаций и их фрагментов. В изученном кочковато-равнинном мезотрофном комплексе (табл. 2, рис. 2) кочки занимают около 13 %. Приствольные части заняты теперь фитоценозом Betula pubescens—Chamaedaphne calyculata (№ 9), более низкие кочки — Chamaedaphne calyculata—Calamagrostis neglecta—Sphagnum magellanicum (№ 7). На коврах растительный покров представлен травяной растительностью, где четко выделяются 3 микроценоза: Calamagrostis neglecta—Comarum palustre (№ 4),

ТАБЛИЦА 4

Зольность и pH корнеобитаемого горизонта

Глубина взятия образца, см	До осушения		Через 13 лет после осушения	
	зольность, %	pH в KCl	зольность, %	pH в KCl
0—10	10.94	3.82	14.6	4.2
10—20	7.43	4.04	9.8	4.0
20—30	6.95	4.05	7.0	4.05
30—40	8.38	4.27	8.0	4.25

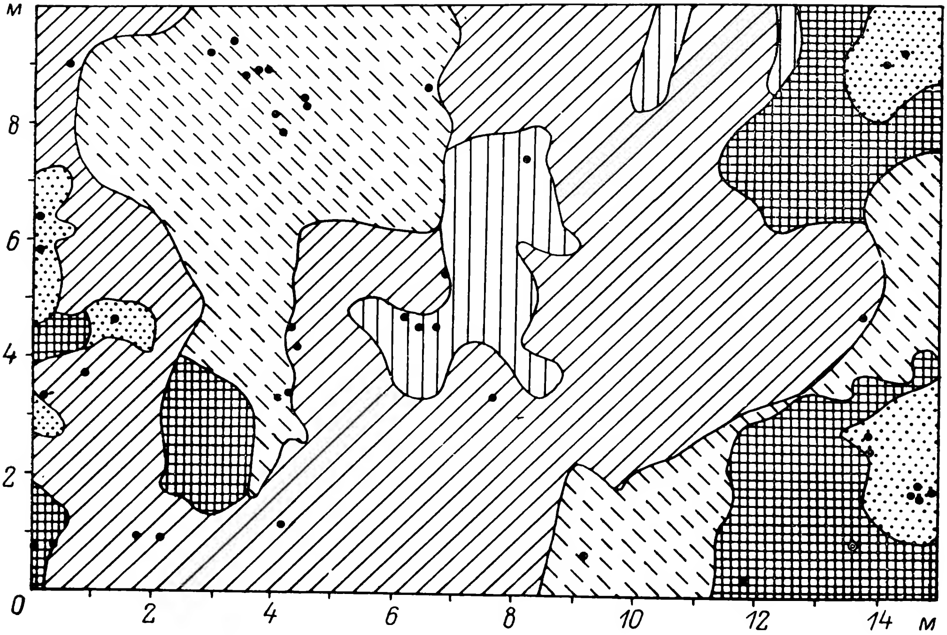


Рис. 2. Горизонтальная проекция болотной фации Betuleto—Herbeta (через 13 лет после осушения).

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

Calamagrostis neglecta—Salix myrtilloides (№ 5) и Calamagrostis neglecta — Galium palustre (№ 6), которые соответственно занимают 27, 54 и 6 % площади фации.

В результате действия осушения в течение 13 лет на месте болотной фации Herbeta+Sphagneta magellanici с редкой *Betula pubescens* сформировалась древесно-травяная фация Betuleto—Herbeta. Основным эдификатором растительного покрова является *Betula pubescens*.

Динамика видового состава растительного покрова под влиянием осушения в пространственно-временном аспекте (в течение 17 лет) характеризуется сменой одних видов растений другими. Для оценки изменчивости взаимоотношений (линейной взаимосвязи) мы использовали факторный анализ, являющийся одним из математических методов распознавания образов. Полученные экспериментальные данные сведены в эмпирическую матрицу, где в строках записаны значения проективного покрытия видов растений (%) на постоянных учетных площадях, а в столбцах отмечены годы наблюдений. Основу метода составляет анализ корреляционной матрицы изучаемых видов растений (переменных) с точки зрения структуры взаимосвязей. Факторизация проводилась методом максимума правдоподобия с последующим косоугольным вращением факторов. Работа выполнена на ЭВМ ЕС-1052 с использованием пакета программы ВМДР.

Факторный анализ отражает и воспроизводит реальные зависимости (Иберла, 1980). Факторы по своей природе являются фитоценотическими, каждый из них отражает одну из сторон структуры взаимосвязей между видами.

Внутренняя структура взаимосвязей 18 видов растений (переменных), произрастающих на кочках, коврах и мочажинах, и изменчивость этой структуры под влиянием осушения в течение 17 лет описывается 6 факторами, каждый из которых является линейной комбинацией исходных переменных. Вклад выделенных факторов в общую дисперсию составляет 52 %. Для даль-

ТАБЛИЦА 5

Оценки факторных нагрузок переменных видов растений

Переменные	Факторы I	Факторы II	Факторы III
Chamaedaphne calyculata	0.26	0.0	0.0
Salix myrtilloides	0.0	0.23	0.0
Andromeda polifolia	0.93	0.21	0.0
Carex lasiocarpa	0.0	0.0	0.63
C. chordorrhiza	0.0	0.41	0.0
C. rostrata	0.0	0.21	0.0
Calamagrostis neglecta	—0.25	—0.17	—0.38
Menyanthes trifoliata	0.0	0.0	0.3
Comarum palustre	0.0	—0.3	0.25
Caltha palustre	0.0	0.0	0.0
Galium palustre	0.0	0.25	0.0
Naumburgia thyrsiflora	—0.2	0.0	0.0
Calestania palustris	0.0	0.0	—0.2
Epilobium palustre	0.0	0.0	0.0
Cirsium palustre	0.0	0.0	0.0
Sphagnum angustifolium	0.5	0.0	0.0
S. magellanicum	0.44	0.0	0.0
S. subsecundum	0.0	0.98	0.0
Вклад в общую дисперсию (vp)	17	12	15

нейшего анализа были выбраны только 3 фактора, поддающиеся интерпретации, вклад которых в общую дисперсию наибольший. Каждый фактор характеризуется нагрузками переменных, представляющими собой коэффициенты корреляции переменных с факторами. По значениям и знакам факторных нагрузок можно выделить переменные, которые являются доминантами или содоминантами растительных сообществ на кочках, коврах и мочажинах (табл. 5).

Значение фактора (вклад в фактор) отражает количественное проявление в данный момент времени определенной группы растений одинакового знака по факторным нагрузкам. Проведенный нами анализ факторных значенией по годам исследований по фактору I показал, что они в первые годы после осушения имеют положительный знак, а их величина по мере увеличения срока осушения снижается и становится отрицательной. Исходя из величин и знаков нагрузок (табл. 5) максимальные положительные нагрузки принадлежат гидрофильно-психрофильной группе видов растений, а максимальную отрицательную нагрузку имеет *Calamagrostis neglecta*, который является антагонистом гидрофильно-психрофильной группы.

Так, если в первые годы после осушения наиболее существенными были факторные значения гидрофильно-психрофильной группы (от +3 до +0.6), то в последующие годы осушения наиболее существенны становятся факторные вклады антагониста — *Calamagrostis neglecta* (от —0.2 до —0.7). Это дает возможность предположить, что динамика видового состава растительного покрова кочек происходит за счет смены структуры взаимосвязей между видами в каждый год исследований.

Таким образом, в структуре взаимосвязей между переменными фактор I отражает характер динамики растительного покрова кочек.

На графике (рис. 3, *А*) показано, что на кочках, расположенных вблизи осушительных канав (10—30 м), смена эдификаторов происходит значительно быстрее и ярче выражена, чем на удаленных от осушительных канав на 60 м и более.

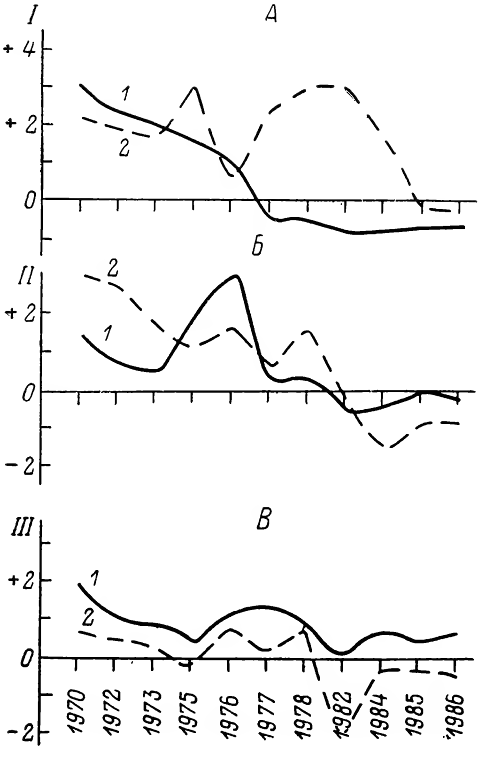


Рис. 3. Динамика видового состава растительного покрова фации Herbeto—Sphagneta subsecundi+Sphagneta magellanici.

А — кочки: *1* — вблизи канав, *2* — вдали от канав; *Б* — ковры: *1* — с единичными деревьями, *2* — без деревьев; *В* — мочажины: *1* — без деревьев, *2* — с единичными деревьями.

Проведенный анализ факторных вкладов по годам исследований по фактору II показал, что они на первых этапах осушения имеют положительные значения, которые при более длительном осушении становятся отрицательными. Исходя из величин и знаков нагрузок (см. табл. 5) максимальные положительные факторные нагрузки принадлежат переменным (видам растений), относящимся к гипергидрофильной группе растений, которые произрастают в условиях сильного увлажнения и не переносят пересыхания в летние месяцы; а отрицательные — мезотрофному разнотравью. Если в первые годы осушения наиболее существенными были факторные значения гипергидрофильной группы растений, которые колебались от +3 до +0.2, то при более длительном осушении наиболее существенными становятся отрицательные факторные значения, принадлежащие мезотрофному разнотравью (от —0.1 до —1.5). Можно предположить, что динамика видового состава растительного покрова ковров происходит за счет смены структуры взаимосвязей между видами в каждый год исследований.

Итак, фактор II по структуре взаимосвязи между переменными (видами растений, произрастающими на коврах) отражает общий характер динамики видового состава растительного покрова ковров.

Эта динамика зависит не только от интенсивности осушения, но и от древесного яруса. На рис. 3, *Б* показано изменение растительного покрова на метровых площадках, расположенных в 50 м от канавы, на некоторых из них произрастает *Betula pubescens* (5 экз./м^2, высота около 5 м). Как видно из графика, смена эдификаторов на облесенных площадках происходит быстрее, чем на открытых. На графике хорошо отражено и уменьшение степени покрытия мезотрофного разнотравья с возрастанием эдификаторной значимости *Betula pubescens*, которая является здесь главным конкурентом растений напочвенного покрова.

Анализ факторных вкладов по годам исследований по фактору III показал, что они в первые годы после осушения имеют положительные значения, а при более длительном осушении становятся отрицательными. Исходя из величин и знаков нагрузок (табл. 5) максимальные положительные вклады (от +2 до +0.2) принадлежат группе растений, которые образуют растительные сообщества мочажин, а при дальнейшем осушении наиболее существенными становятся отрицательные факторные значения (от —0.3 до —0.2). Это позволяет предположить, что динамика видового состава растительного покрова мочажин обусловлена сменой структуры взаимосвязей между переменными на каждом этапе исследований.

Таким образом, в структуре взаимосвязей между переменными фактор III отражает характер динамики растительного покрова мочажин. Видовой состав и жизненность растений напочвенного покрова изменяются в зависимости от интенсивности осушения. Вблизи осушительных канав (10—30 м) смена эдификаторов в осоково-травяных фитоценозах происходит значительно быстрее, уже в первые 3—5 лет после осушения. При дальнейшем действии осушения и развитии древостоя уменьшаются обводненность почв и степень освещенности, что приводит к исчезновению светолюбивых мезо-гигрофитов, таких как *Calamagrostis neglecta*, и другого разнотравья, поэтому в приканавных полосах наблюдается изреживание напочвенного покрова (рис. 3, *В*), что благоприятно сказывается на естественном произрастании *Betula pubescens*.

Оценка динамики видового состава растительного покрова с помощью факторного анализа вполне экологически обоснована, так как динамика оценивается с точки зрения изменчивости взаимосвязей между видами в пространственно-временном аспекте, а это отражает сукцессионный процесс.

Выводы

Приведенные нами исследования дают представление о динамическом процессе, происходящем в растительном покрове болот в течение 17 лет осушения. При осушении понижается УГВ, изменяется почвенно-гидрологический режим фации, что приводит к смене растительного покрова. На изменение режима увлажнения наиболее чутко реагируют сфагновые мхи, особенно гипергидрофильные виды, которые из растительного покрова выпадают уже в первые годы после осушения. Осушение прежде всего сказывается на видовом составе, жизненности и степени проективного покрытия растений, особенно эдификаторов. В результате нарушаются фитоценотические связи между растениями, появляется возможность внедрения новых видов, разрастаются виды, игравшие ранее подчиненную роль. Последние уже более приспособлены к создавшимся условиям, обладают большей жизненностью и большей продуктивностью органической массы. Видовой состав растительного покрова фации в целом беднеет. На осушенных мезотрофных болотных фациях в первые годы после осушения значительно снижается роль осок, возрастает роль вейника незамечаемого, мезотрофного разнотравья, и только после увеличения эдификаторной значимости древостоя, усиления конкуренции со стороны корневой системы древостоя роль этих растений в растительном покрове снижается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболинь А. А. Сукцессия растительности на торфяных почвах под влиянием осушения // Торф в лесном хозяйстве. Рига: Зинатне, 1977. С. 27—44. — *Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Балашев Л. С., Андриенко Т. Л., Кузьмичев А. И., Григора И. М.* Изменение растительности и флоры болот СССР под влиянием мелиорации. Киев: Наук. думка, 1982. 292 с. — *Бельков В. П., Козлова Л. М.* Значение мер воздействия на травяной покров и почву при лесовыращивании // Новое в лесовыращивании. М.: Лесн. пром-сть, 1977. С. 78—114. — *Буш К. К., Аболинь А. А.* Взаимосвязь между растительным покровом и производительностью древостоя важнейших осушенных типов леса // Растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1964. Т. 4. С. 87—114. — *Буш К. К., Аболинь А. А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968. С. 71—126. — *Вайнблат В. З.* Естественное облесение осушенных переходных и низинных болот // Научные основы повышения эффективности использования лесных болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 105—119. — *Галкина Е. А.* Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1959. Вып. 15. С. 3—48. — *Галкина Е. А.* Значение аэрофотосъемки для установления болотных стратиграфических единиц // Доклады комиссии аэросъемки и фотограмметрии. Л.: Изд-во Геогр. о-ва СССР, 1966. Вып. 2. С. 87—95. — *Галкина Е. А.* Аэрометоды и их значение в развитии ландшафтного болотоведения // Доклады комиссии аэросъемки и фотограмметрии. Л.: Изд-во Геогр. о-ва

СССР, 1969. Вып. 6. С. 26—35. — *Геоботаническая* карта СССР. 1 : 4 000 000. М.: ГУГК, 1954. — *Грабовик С. И.* Изменение растительного покрова олиготрофной сфагновой грядово-мочажинной фации под влиянием осушения // Вопросы экологии растений болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1985. С. 48—59. — *Гузлена А. Д.* Изменение растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения // Учен. зап. Тарт. гос. ун-та. Тр. по ботан. 1963. Вып. 145, № 7. С. 298—305. — *Елина Г. А.* Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 5—19. — *Елина Г. А.*, *Кузнецов О. Л.*, *Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Елисеева В. М.* О путях сельскохозяйственного освоения низинных болот таежной зоны Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1963. 110 с. — *Елисеева В. М.* К вопросу об изменении естественной растительности под влиянием осушения // Изв. Том. отд-ния ВБО. 1964. Т. 5. С. 85—87. — *Ефремов С. П.*, *Ефремова Т. Т.*, *Брюханова Э. Б.* Формирование березняков и сосняков на осушенных болотах // Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1976. С. 127—152. — *Иберла К.* Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с. — *Комплексное* изучение классификации и районирование болот и заболоченных земель как научная основа эффективного освоения мелиорационного фонда. № гос. рег. 74 063 353. Петрозаводск, 1975. — *Лопатин В. Д.* Гладкое болото (торфяная залежь и болотные фации) // Учен. зап. ЛГУ. 1954. Сер. геогр. наук. № 166. Вып. 9. С. 95—180. — *Лопатин В. Д.* Принципы установления границ переходных болот по растительному покрову и задачи дальнейших исследований по диагностике типов болот по растительности // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука. 1972. С. 22—28. — *Лопатин В. Д.* О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1973. С. 51—62. — *Нестеренко И. М.* Осушение дренажем сельскохозяйственных земель Севера. Петрозаводск: Карелия, 1971. 97 с. — *Нестеренко И. М.*, *Пьявченко Н. И.* Перспективы осушения и особенности регулирования водного режима почв европейского Севера // Водные мелиорации СССР. М.: Наука, 1974. С. 16—45. — *Нестеренко И. М.*, *Устинов Г. Н.*, *Андрианов А. А.* Составление водных балансов крупного водосбора (р. Шуя) и деятельного слоя частного осушаемого водосбора (Корзинская низина) // Биологические проблемы Севера. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 16—28. — *Ниценко А. А.* Наблюдения над изменением растительного покрова под влиянием осушения // Бот. журн. 1951. Т. 36, № 4. С. 349—355. — *Парфенов В. И.*, *Ким Г. А.* Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения. Минск: Наука и техника, 1976. 192 с. — *Платонов Г. М.* Смена растительности болот под влиянием осушения // Взаимоотношения леса и болота. М.: Наука, 1967. С. 128—140. — *Полевая* геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. 530 с. — *Пьявченко Н. И.*, *Сабо Е. Д.* Основы гидролесомелиорации. М.: Гослесбумиздат, 1961. 381 с. — *Пятецкий Г. Е.* Потенциальная лесоводственная производительность болот Карелии // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. С. 114—131. — *Раменская М. Л.*, *Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с. — *Сабардина Г. С.* Смена растительности после осушения болот // Изв. АН ЛатвССР. 1950. № 2. С. 81—92. — *Солоневич Н. Г.* Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков // Растительность Крайнего Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 2. С. 307—497. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот СССР / Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 355—428. — *Чесноков В. А.* Изменение стока с заболоченных водосборов южной Карелии под влиянием лесоосушения: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 23 с. — *Экман И. М.* Стратиграфия четвертичных отложений Онего-Ладожского перешейка: Автореф. дис. . . . канд. геол.-мин. наук. Л., 1968. 23 с. — *Юрковская Т. К.* Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Учен. зап. Тарт. гос. ун-та. Тр. по ботан. 1963. Вып. 145, № 7. С. 337—345.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 26 IV 1988.

УДК 582.26 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Ю. Н. Журавлев

ВЛИЯНИЕ ВОДОРАСТВОРИМЫХ ВЕЩЕСТВ ХВОЙНОГО СОСНОВОГО ОПАДА НА РАЗВИТИЕ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

YU. N. ZHURAVLYEV. EFFECT OF WATER-SOLUBLE SUBSTANCES OF PINE NEEDLE FALL ON SOIL ALGA DEVELOPMENT IN FOREST BIOGEOCOENOSES

Лабораторными исследованиями установлено, что водорастворимые вещества подстилки и хвойного опада соснового леса могут оказывать регулирующее влияние на развитие альгофлоры лесных биогеоценозов, как прямо, так и опосредованно — через микрофлору. Наибольшую активность проявляют вещества, выщелачиваемые из свежего опада.

В лесных почвах водоросли являются одним из компонентов фитоценоза. На формирование их группировок существенное влияние оказывает растительный покров как мощный средопреобразующий фактор — через почвообразовательный процесс, световые, гидротермические и другие микроклиматические условия, сложившиеся в фитоценозе и рассмотренные в ряде обзорных работ (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Важное место при этом отводится растительному опаду.

Вопрос о влиянии древесного листового и хвойного опада на развитие почвенных водорослей в литературе освещен крайне недостаточно. Имеющиеся сведения дают двойственное представление о воздействии его на указанные организмы. В одних и тех же работах приводятся данные, что, с одной стороны, он является местом размножения и источником питания водорослей, о чем свидетельствует большая численность этих организмов по сравнению с низлежащими горизонтами. С другой — сдерживает развитие ряда видов (Rosa, 1962; Алексахина, Штина, 1984).

Наряду с влажностью и освещенностью значительное влияние на развитие водорослей в опаде оказывает его химический состав, постоянно изменяющийся под влиянием гетеротрофных организмов.

Методами хроматографического анализа показано наличие в вытяжках из лесной подстилки разнообразных органических веществ: аминокислот, углеводов, фенольных соединений (Матвеев, Лыженко, 1978; Чумаков, 1982; Попивщий, 1982).

В частности, И. И. Попивщий (1982) изучал аллелопатическую активность дуба черешчатого, сосны обыкновенной, березы бородавчатой и клена остролистного методами биохроматографирования. Он установил, что из опада вышеуказанных пород выщелачиваются вещества преимущественно кислотной природы (фенолкарбоновые кислоты), вызывающие в зависимости от их концентрации ингибирование или стимулирование ростовых процессов растения-индикатора — проростков кресс-салата. Сопоставление количества ежегодного листового опада с аллелопатической активностью содержащихся в нем колинов показало преобладание ингибирующего эффекта над стимулирующим. Этим же исследователем установлено, что подщелачивание экстрактов, т. е. нейтрализация органических кислот, может способствовать переходу ингибирующего эффекта в стимулирующий.

Приведенные данные согласуются с положением об увеличении разнообразия альгофлоры лесных почв по мере их перехода от более кислых под хвойными породами к менее кислым под лиственными (Алексахина, Штина, 1984).

Помимо наблюдений в природе имеются и экспериментальные исследования. Так, изучалось влияние водорастворимых веществ почвы, отобранной под разлагающимися листьями мангров, на диатомовую водоросль *Amphora coffeaeformis* (Cooksey K., Cooksey B., 1978).

В начале опыта образцы почвы, взятые в период листопада, подавляли рост водорослей, впоследствии (после весенних дождей) в результате уменьшения концентрации водорастворимых веществ ингибирующий эффект исчезал.

Подобное двойственное влияние — ингибирование и стимулирование роста водорослей — отмечено при воздействии на них разных концентраций вытяжки из листового опада дуба обыкновенного (Овчинникова, 1980, 1983; Овчинникова и др., 1982).

В предлагаемой работе сделана попытка выявить на основе экспериментов, проведенных в лабораторных условиях, роль водорастворимых веществ лесной подстилки сосновых насаждений на развитие почвенных водорослей.

Материал и методика

Эксперименты проводили в 1982 г. Образцы подстилки и хвойного опада для опытов отбирали в пригородном сосновом лесу г. Тольятти. Краткое описание исследуемых участков леса, состав и численность почвенных водорослей нами были представлены ранее (Журавлев, 1984).

В лабораторных опытах, во-первых, изучалось воздействие концентрированной вытяжки из свежеопавшей хвои сосны на формирование видового состава водорослей в почвенных культурах и, во-вторых, исследовалось влияние гетеротрофной микрофлоры на изменение активности водорастворимых веществ с использованием хлореллы как тест-организма.

Исходный раствор готовили как вытяжку из опада, собранного в октябре — во время наиболее обильного осыпания хвои, из расчета 10 г воздушно-сухого вещества на 200 г дистиллированной воды, т. е. 1 : 20. Выбор данной концентрации был связан с тем, что это разведение широко используется в аллелопатии для изучения активности водорастворимых веществ (Матвеев, 1979).

Экстракцию проводили при комнатной температуре (20—24 °С) в течение суток с последующим фильтрованием и стерилизацией текучим паром три дня подряд по 30 мин.

В первой серии опытов в чашки Петри помещали по 50 г тщательно перемешанной и просеянной воздушно-сухой почвы, отобранной с того же участка леса, что и опад. Опытные чашки увлажняли свежеприготовленной неразведенной вытяжкой, контрольные — дистиллированной водой. Влажность во всех чашках поддерживалась на уровне 80—85 % от полной влагоемкости почвы весовым методом. При необходимости доувлажнения добавляли только дистиллированную воду. В каждую чашку на поверхность почвы помещали по три стерильных покровных стекла, которые просматривали под микроскопом через 1, 2, 3 и 4 недели. Экспозицию осуществляли при естественном освещении, без доступа прямых солнечных лучей. Повторность опыта 3-кратная. Численность водорослей на стеклах обрастания в чашках, обработанных вытяжкой, выражали в процентах относительно контрольного варианта.

Во второй серии опытов по выявлению влияния гетеротрофной микрофлоры на токсичность водорастворимых веществ хвойного опада были поставлены опыты с альгологически чистой культурой зеленой одноклеточной водоросли *Chlorella fusca* var. *vacuotata* Shihira et Krauss (=*Pseudochlorococcum typicum* Archibald), выделенной нами в 1978 г. из почвы Красносамарского лесничества Куйбышевской обл. Культуру водоросли поддерживали в лаборатории на среде Кнопа. Указанный вид отличается быстрым ростом и довольно легко образует гомогенные взвеси клеток.

Перед началом опыта клетки хлореллы отделяли от культуральной среды центрифугированием, промывали дистиллированной водой. Как и в предыдущем эксперименте, исследования проводили в чашках Петри, но вместо покровных стекол на почву накладывали кружки из фильтровальной бумаги диаметром 6 см, по одному на каждую чашку. Суспензию хлореллы наносили пипеткой в количестве 6.8 млн. клеток на фильтр.

Для варьирования активности сопутствующей микрофлоры почвы и опада были поставлены следующие варианты: 1) почву пропитывали стерильной вытяжкой; 2) почву пропитывали нестерильной вытяжкой; 3) почву пропитывали вытяжкой, в которой две недели развивалась сопутствующая микрофлора опада, а затем профильтрованной и простерилизованной; 4) почву прогревали сухим жаром при 110 °С в течение одного часа, затем пропитывали стерильной вытяжкой. В конце опыта (на 7-й день) фильтры извлекали, клетки водорослей тщательно смывали водой и подсчитывали в камере Горяева. Опыты были поставлены в 5-кратной повторности, что позволило статистически достоверно оценить полученные результаты при Р=95 %, а в отдельных случаях при Р=99 %.

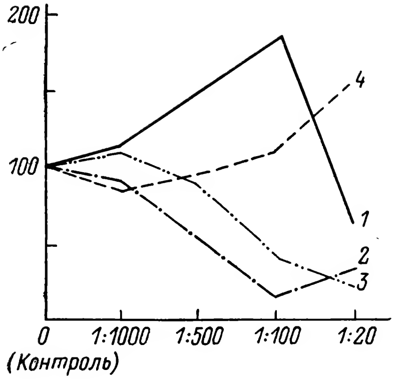
Результаты исследований и их обсуждение

В итоге наблюдений за развитием водорослей на стеклах обрастания почвенных культур установлено следующее. Свежее органическое вещество вытяжки оказало различное влияние на водоросли (см. таблицу). Одни из них (*Phormidium autumnale*, *Bracteacoccus minor*, *Spongiococcum tetrasporum*, *Gongrosira terricola*, *Pleurochloris magna*, *Monodus dactylococcoides*, *Navicula atomus*, *N. mutica*, *Hantzschia amphioxys*) на протяжении всего опыта испытывали сильное угнетение, рост других (*Chlamydomonas* sp., *Chlorhormidium flaccidum* var. *nitens*) сначала усиливался, затем сдерживался. Ингибирование с последующей стимуляцией отмечалось у *Phormidium foveolarum*. Численность *Cylindrospermum majus* в опытных вариантах в два раза превышала контроль как через две, так и через три недели от начала эксперимента. В дальнейшем

Численность доминирующих видов водорослей на стеклах обрастания почвенных культур, обработанных вытяжкой из хвои сосны (% относительно контроля)

Вид	Жизненная форма	Через 2 недели от начала опыта	Через 3 недели от начала опыта
Cyanophyta			
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	P	5.2	18.3
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	P	—	198.4
Cylindrospermum majus Kütz.	C	201.3	200.0
Chlorophyta			
Chlamydomonas sp.	C	154.5	54.2
Bracteacoccus minor (Chodat) Petrova	CH	—	—
Spongiococcum tetrasporum Deason	X	17.4	—
Chlorhormidium flaccidum var. *nitens* Menegh. em Klebs	H	218.2	18.9
Gongrosira terricola Bristol	H	41.7	57.5
Xanthophyta			
Pleurochloris magna Boye-Pet.	CH	37.5	—
Monodus dactylococcoides Pasch.	X	25.6	—
Bacillariophyta			
Navicula atomus (Näg.) Grun.	B	31.3	18.2
N. mutica Kütz.	B	25.5	55.3
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	B	35.2	46.8

Примечание. Прочерк означает отсутствие роста или единичную встречаемость вида в опытных вариантах.



Влияние водорастворимых веществ хвойного соснового опада на развитие хлореллы в зависимости от активности сопутствующей гетеротрофной микрофлоры почвы.

1 — почва обработана стерильной вытяжкой; *2* — почва обработана нестерильной вытяжкой; *3* — почва обработана вытяжкой, в которой две недели развивалась сопутствующая микрофлора опада, а затем профильтрована и простерилизована; *4* — почва частично простерилизована сухим жаром и обработана стерильной вытяжкой. По оси абсцисс — степень концентрации вытяжки. По оси ординат — количество клеток хлореллы, % к контролю.

в связи с естественным старением культур и связанной с ним трудностью идентификации видов учет численности водорослей не проводился.

Как видно из таблицы, наиболее чувствительными к вытяжке в испытанной концентрации оказались водоросли, относящиеся к CH- и X-жизненным формам по классификации Э. А. Штиной (Штина, Голлербах, 1976).

Опыты, проведенные с альгологически чистой культурой хлореллы (X-форма), показали, что влияние водорастворимых веществ хвойного опада полностью зависит от активности сопутствующих гетеротрофных микроорганизмов (см. рисунок).

Наибольший ингибирующий эффект оказала нестерильная вытяжка (вариант 2). При этом вытяжка, в которой перед стерилизацией развивалась сопутствующая микрофлора опада, также обладала ингибирующим, хотя и меньшим, эффектом (вариант 3). Возможно, в последнем случае рост хлореллы подавлялся метаболитами микроорганизмов. Степень токсичности возрастала с увеличением концентрации водорастворимых веществ.

Другая картина наблюдалась при введении стерильной вытяжки: при возрастании ее концентрации проявлялся отчетливый стимулирующий эффект, переходящий в дальнейшем в ингибирующий (вариант 1). В варианте 4 с частично простерилизованной почвой даже при больших концентрациях водорастворимых веществ отмечалась существенная активизация роста.

По сравнению с экстрактами из осеннего опада стерильные и нестерильные вытяжки, приготовленные из июньской подстилки с того же участка леса, в аналогичных концентрациях не оказывали существенного влияния на тест-культуру. Только при введении концентрированного экстракта (1 : 20) отмечено небольшое повышение численности клеток хлореллы по сравнению с контролем (на 10—15 %).

Таким образом, различные виды водорослей неодинаково реагируют в условиях почвенных культур на одну и ту же концентрацию водорастворимых веществ хвойного опада. Из 13 доминантов большинство (9 видов) испытывали явное угнетение, для остальных 4 была характерна активизация роста на первом или втором этапах наблюдения.

Опытами с хлореллой установлено, что ингибирующее или стимулирующее воздействие вытяжки на водоросли определяется концентрацией водорастворимых веществ и активностью сопутствующей микрофлоры опада.

Результаты наших экспериментов согласуются с данными Т. А. Овчинниковой с соавторами по влиянию вытяжек из листового опада дуба на почвенные водоросли. Несмотря на несколько отличную методику исследований, проводившихся в условиях жидких культур, ими установлен преимущественно ингибирующий эффект воздействия на хлореллу, переходящий в зависимости от концентрации действующих веществ в стимулирующий (Овчинникова, 1980, 1983; Овчинникова и др., 1982).

Неспецифическое (зависящее от концентрации) действие растительных водорастворимых веществ на семена и проростки высших растений указывается в работах ряда исследователей (Гродзинский, 1965; Матвеев, 1972).

Как указывалось выше, качественный состав биологически активных соединений растительного опада довольно обширный. Вследствие этого селективное действие подстилки по отношению к почвенным водорослям нельзя связывать только с подкислением среды их обитания. Так, давно известно, что в колбах, засеянных подстилкой, отмечаются очень медленный рост и слабое развитие водорослей, особенно синезеленых и диатомовых, однако подщелачивание культур до Нр=7 не всегда дает заметный эффект (Алексахина, Штина, 1984).

Причины стимулирующего воздействия водорастворимых веществ подстилки, по-видимому, тоже различные. Во-первых, в результате снижения концентрации токсиканта (например, фенольных соединений) до уровня, при котором он уже будет проявлять себя как стимулятор роста. Это явление широко известно для многих естественных и синтетических ингибиторов жизнедеятельности растений (Ракитин, 1983). Во-вторых, для многих водорослей, особенно почвенных, обнаружена способность к гетеротрофному росту в темноте. Даже виды, не обладающие этой способностью, усиливают свою жизнедеятельность в присутствии органических соединений: аминокислот, углеводов и полипептидов (Vilicic, 1979; Metting, 1981; Bollman, Robinson, 1985).

Следовательно, данные, полученные в наших опытах, свидетельствуют о том, что водорастворимые вещества хвойного опада могут оказывать регулирующее влияние на развитие альгофлоры лесных биогеоценозов как прямо, так и опосредованно — через микроорганизмы. Установлено, что наибольшую активность проявляют вещества, выщелачиваемые из свежего опада. Действие их неоднозначно и зависит в каждом конкретном случае от условий, сложившихся в фитоценозе и оказывающих влияние на миграцию и трансформацию органического вещества в почве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с. — *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 238 с. — *Гродзинский А. М.* Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наук. думка, 1965. 200 с. — *Журавлев Ю. Н.* Влияние подстилки и освещенности почвы на формирование альгосинузий сосновых лесов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1984. № 6. С. 84—88. — *Матвеев Н. М.* Об аллелопатическом пороге чувствительности у растений // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наук. думка, 1972. Вып. 3. С. 101—103. — *Матвеев Н. М.* Практикум по курсу «Основы химического взаимодействия растений». Куйбышев. Изд-во КГУ, 1979. 118 с. — *Матвеев Н. М., Лыженко И. И.* К вопросу о специфичности растительных выделений в биотопе лесных биогеоценозов степной зоны // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1978. Вып. 3. С. 16—33. — *Овчинникова Т. А.* Аллелопатическое влияние вытяжек из листового опада дуба на развитие почвенной водоросли хлореллы // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1980. С. 74—78. — *Овчинникова Т. А.* Аллелопатическая регуляция численности водорослей в почве дубовых лесонасаждений степного Заволжья // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1983. С. 49—52. — *Овчинникова Т. А., Журкина Н. А., Журавлев Ю. Н.* Аллелопатическая взаимосвязь почвенной водоросли хлореллы с сопутствующей микрофлорой дубового опада // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1982. С. 91—97. — *Попивщий И. И.* Об ингибиторах процессов в опавших листьях ряда древесных пород в условиях подзоны луговых степей // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1982. С. 29—35. — *Ракитин Ю. В.* Химические регуляторы жизнедеятельности растений. Избр. тр. М.: Наука, 1983. 260 с. — *Чумаков В. В.* Эколого-физиологические особенности взаимовлияния вяза перистоветвистого с другими видами древесных растений // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1982. С. 58—69. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с. — *Bollman R. C., Robinson G. G.* Heterotrophic potential of the green alga *Ankistrodesmus braunii* (Naeg) // Can. J. Microbiol. 1985. Vol. 31, N 6. — *Cooksey K., Cooksey B.* Growth —

influencing substances in sediment extracts from a subtropical wetland: investigation using a diatom biassay // J. Phycol. 1978. Vol. 14, N 3. — *Metting B.* The systematics and ecology of soil algae // Bot. Rev. 1981. Vol. 47, N 2. P. 195—312. — *Rosa K.* Microedafon im degradierten Kieferbestand und in Topfen auf Tertiärem Sand in Nova Ves bei České Bydějovice // Acta Univ. carol. Biol. Suppl. 1962. — *Viličič D.* On heterotrophic nutrition of some species of green algae. Acta bot. croat. 1979. Vol. 38. P. 45—54.

Государственный научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства,
Ленинград.

Получено 29 IV 1987.

УДК 581.522.4

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Е. П. Якимова, Н. Е. Павлова

О ВОДНОМ РЕЖИМЕ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ЗАБАЙКАЛЬЯ В СВЯЗИ С ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ, БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИМИ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

E. P. YAKIMOVA, N. E. PAVLOVA. ON WATER RELATIONS OF THE TRANS-BAIKALIAN STEPPE PLANTS IN CONNECTION WITH THEIR ORIGIN, BIOMORPHOLOGICAL AND ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL CHARACTERS

На основании исследований эколого-физиологических свойств и изучения сведений о флорогенезисе ряда степных ксерофитов Восточного Забайкалья впервые для этих видов обнаружены связи названных характеристик.

Определяя ксерофиты как экологический тип растений сухих местообитаний и сухого сезона, обладающих способностью в процессе онтогенеза хорошо приспосабливаться к засухе, П. А. Генкель (1982) выделяет среди них десять эколого-физиологических групп. А. А. Горшкова (1966, 1971), А. А. Горшкова и Л. Д. Копытова (1971) среди степных ксерофитов Забайкалья выделяют группы эуксерофитов, мезоксерофитов, криоксерофитов, стипаксерофитов, галоксерофитов с присущими каждой из них чертами водного режима. Из литературы (Горшкова, 1966; Генкель, 1982) известно, что одной из причин неоднородности того или иного экологического типа или группы является история становления видов растений, слагающих этот тип или группу на данной территории.

Степные ксерофиты Забайкалья разнообразны по историческому возрасту их видов, эколого-физиологическим и биоморфологическим свойствам, но все они удивительно устойчивы к суровости климата региона, адаптированы к нему. Устойчивость растений к неблагоприятным условиям связывают со способностью их в таких условиях переходить в состояние покоя, а также с особенностями водного режима (Туманов, 1979; Генкель, 1982). Перед нами стояла задача: проследить связи между некоторыми чертами водного режима, характером осенне-зимнего покоя, биоморфологическими особенностями и флорогенезисом ряда степных ксерофитов разных эколого-физиологических групп. Установление подобных связей позволяет понять причины существования различных путей приспособления растений к неблагоприятным факторам в одинаковых климатических условиях.

Изучали *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Festuca litvinovii* (Tzvel.) E. Alexeev, *Poa attenuata* Trin., *Alyssum biovulatum* N. Busch., *Artemisia frigida* Willd., *Stellera chamaejasme* L., *Euphorbia pallasii* Turcz. ex Ledeb. Принадлежность исследованных видов к эколого-физиолоческой группе устанавливали, используя работы Горшковой (1966, 1971) А. П. Полюшкина, А. А. Горшковой (1979), исторический возраст и флорогенетическую характеристику давали на основании работ Г. А. Пешковой (1972), Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой (1984). Характер осенне-зимнего покоя названных видов растений был детально изучен авторами в период с 1971 по 1980 г. (Павлова, 1982, 1986).

A. cristatum — американо-евразиатский вид, эуксерофит, хорошо реагирующий на увлажнение, зимует в состоянии вынужденного покоя; *C. squarrosa* — евразиатский вид, мезоксерофит, требовательный к теплу, относящийся к древней трибе *Cynodonteae* (Цвелев, 1976), с длительным позднелетне-осенне-зимним органическим покоем; *F. litvinovii* — дауро-монгольский субэндемик, эуксерофит с вынужденным осенне-зимним покоем; *P. attenuata* — вид с американо-евразиатским типом ареала, эуксерофит с вынужденным осенне-зимним покоем; *A. biovulatum* — монголо-сибирский вид, эуксерофит, связанный в своем становлении с эпохой похолодания, зимует в состоянии вынужденного покоя; *A. frigida* — доплейстоценовый реликт с широкой экологической амплитудой, эуксерофит с коротким осенне-зимним покоем; *S. chamaejasme*, *E. pallasii* — соответственно дауро-монгольский и маньчжуро-даурский третичные реликты (Рещиков, 1971), мезоксерофиты, зимующие в состоянии органического покоя.

Перечисленные виды растут в злаково-разнотравных и типчаково-разнотравных сообществах, широко распространенных в горных степях Восточного Забайкалья (Дулепова, 1985). Исключение составляет молочай Палласа, который в большинстве случаев связан в своем распространении с ильмовыми полузарослями на каменистых южных склонах гор.

В период с 1983 по 1987 г. определяли содержание воды (Баславская, Трубецкова, 1964), фракционный состав (Сулейманов, 1964), водный дефицит (Пильщикова, 1972). Фракционный состав воды позволяет судить о водоудерживающей способности растений. Водный дефицит является показателем влагообеспеченности растений водой и вместе с общим содержанием воды может характеризовать способность выносить обезвоживание.

Увлажнение в годы исследований было оптимальным и избыточным, поэтому результаты сравнивали и сопоставляли с данными предыдущих лет, полученными Горшковой (1971), а также с исследованиями в Казахстане В. М. Свешниковой (1979). В таблицах приведен материал за июнь и октябрь месяцы. Это обусловлено тем, что в регионе названные месяцы являются экстремальными для растений: июнь — самый засушливый, а октябрь — переходный к зиме период с большими колебаниями суточных температур (ночью — отрицательная, а днем +15, +20 °C). Несмотря на жесткий температурный режим октября, в первой его декаде многие степные виды растений еще не заканчивают рост и не мобилизуют полностью свои защитные свойства (Павлова, 1986).

Проведенное нами изучение показателей водного режима у выбранных видов степных ксерофитов показало, что их приспособление к суровым условиям жизни проявляется у одних групп видов растений преимущественно в способности удерживать воду, на что обращает внимание Горшкова (1966), у других — в способности выносить значительное обезвоживание.

Растения-реликты (молочай Палласа, стеллера карликовая), полынь холодная, змеевка растопыренная с присущим им органическим осенне-зимним покоем отличаются достаточно высокой водоудерживающей способностью (табл. 1). У них преобладает связанная вода, для них характерна высокая оводненность тканей, особенно выраженная у молочая и стеллеры с глубокой клубнестержневой системой (Дулепова, 1985), где они накапливают влагу. Эти черты водного режима обеспечивают данным видам растений выживание в засушливом климате.

ТАБЛИЦА 1

Фракционный состав воды листьев степных ксерофитов Забайкалья с органическим осенне-зимним покоем, % от сухой массы (данные 1983—1985 гг.) *

Вид растения	Форма воды					
	общая вода	связанная вода	связанная вода в % от общей	общая вода	связанная вода	связанная вода в % от общей
	июнь			октябрь		
Cleistogenes squarrosa	187±6.0	105±6.0	56	Летнезеленое растение		
Artemisia frigida	240±5.0	213±3.0	89	130±14.0	105±7.6	79
*Euphorbia pallasii***	273±10.0	227±2.4	83	Летнезеленое растение		
*Stellera chamaejasme***	274±26.0	195±17.0	71	Летнезеленое растение		

* Достоверность средней арифметической не ниже 95%-ного уровня значимости.

** Растения — третичные реликты.

Для полыни холодной, тоже с хорошо развитой корневой системой, но не столь мощной и глубокой, как у молочая и стеллеры, существенное значение имеет приуроченность к определенным местообитаниям, каменистым почвам, что позволяет этому растению использовать конденсационную воду (Свешникова, 1979), а также, на наш взгляд, и тепло, отдаваемое нагретыми за день камнями, что очень важно в переходные осенне-зимний и зимне-весенний периоды с резкими перепадами дневных и ночных температур. Подобное предположение согласуется с ранним возобновлением (1-я декада апреля) роста ее озимых и моноциклических побегов в особо благоприятных (близость камней, хорошо прогреваемых на юго-восточных склонах и защищающих растения от холодных северо-западных ветров) микроклиматических условиях (Павлова, 1986), в то время как для возобновления роста полыни в иных условиях отмечается 10—12 мая (Горшкова, 1966). В сходных местообитаниях могут встречаться молочай и стеллера, но приуроченность к ним этих растений не имеет в их водоснабжении такого значения, как для полыни холодной. Стеллеру

ТАБЛИЦА 2

Фракционный состав воды в листьях степных ксерофитов Забайкалья с вынужденным характером осенне-зимнего покоя, % от сухой массы (данные 1983—1985 гг)*

Вид растения	Форма воды					
	общая вода	связанная вода	связанная вода в % от общей	общая вода	связанная вода	связанная вода в % от общей
	июнь			октябрь		
Agropyron cristatum	158±47.0	70±13.0	44	148±3.5	55±6.0	37
Festuca litvinovii	131±11.0	46±8.0	35	112±5.3	36±4.0	32
Poa attenuata	127±5.0	21±2.0	16	147±13.0	50±8.8	22
Alyssum biovulatum	250±14.0	181±15.0	71	128±3.3	58±8.9	45

* Достоверность средней арифметической лежит в пределах 95%-ного уровня значимости.

называют «необлигатным» петрофитом (Гуричева и др., 1983). Виды (кроме полыни холодной) рассмотренной группы растений в пределах региона — мезоксерофиты.

Виды другой группы растений, зимующие в состоянии вынужденного покоя, — в большей или меньшей степени зимнезеленые, с длительным периодом вегетации, в целом менее термофильные и более ксерофильные по сравнению с растениями первой группы (требовательная к теплу змеевка и заходящий далеко на север мятлик; позднецветущая полынь и бурачок — раннецветущий сниженный альпиец). Растения этой группы по сравнению с предыдущей содержат меньше влаги в тканях, проявляют более низкую водоудерживающую способность, у них больше свободной воды, иногда эта фракция влаги преобладает (табл. 2), поэтому, вероятно, они легко теряют воду в период напряжения внешних факторов. Это выражается (при сопоставлении с ксерофитами первой группы) в более высоких значениях водного дефицита (табл. 3) даже при достаточном содержании влаги в почве. Величина водного дефицита резко возрастает в засушливые годы. Горшкова (1971) для *Festuca lenensis* (зимнезеленый с вынужденным осенне-зимним покоем вид, эуксерофит) в засушливый 1965 г. показывает среднесезонное значение водного дефицита 41.5 %, для *S. chamaejasme* — 23.1 %. Абсолютный максимум для этих же видов — 57.1 и 41.8 % соответственно.

В Забайкалье наиболее неблагоприятным для жизни растений является зимне-весенний период — часто с отсутствием снежного покрова, с резкими суточными колебаниями температур, сильными ветрами, высоким уровнем солнечной радиации. В таких условиях зимнезеленые растения сильно обезвоживаются. Так, в марте 1976 г. (Павлова, 1982, 1986) с крайне неблагоприятным сочетанием погодных условий содержание воды в зимнезеленых листьях мятлика оттянутого составило 12 %, а бурачка двусемянного — 9 %. При таком низком количестве влаги ткани этих растений проявляли высокую активность дегидрогеназ, определенную с использованием солей тетразолия, а озимые побеги этих растений при помещении во влажную среду трогались в рост на второй день. В аналогичных условиях марта 1988 г. содержание влаги у житняка гребенчатого и овсяницы Литвинова составляло соответственно 40 и 14 %, а водный дефицит — 70 и 92 %, при этом растения не теряли способности к отрастанию, что свидетельствует, на наш взгляд, о высокой устойчивости растений (особенно отдельных видов) этой группы к обезвоживанию.

Приведенные выше результаты исследований позволяют заключить, что среди изученных степных ксерофитов Забайкалья виды более мезо- и термофильные (молочай Палласа, стеллера карликовая, змеевка растопыренная), связанные в своем становлении с климатом более теплым и влажным, чем совре-

ТАБЛИЦА 3

Величина водного дефицита (ВД) листьев растений с разным характером осенне-зимнего покоя, % от полного насыщения на сухую массу растений (данные за июнь 1983—1987 гг.)*

Растения с органическим осенне-зимним покоем		Растения с вынужденным осенне-зимним покоем	
Вид растения	Величина ВД	Вид растения	Величина ВД
Cleistogenes squarrosa	12+2.0	*Festuca litvinovii*	37+3.0
Artemisia frigida	15+1.2	*Alyssum biovulatum*	37+8.0
Stellera chamaejasme	11+1.5	*Poa attenuata*	17+4.0
Euphorbia pallasii	12+1.1	*Agropyron cristatum*	17+4.0

* Разница в величине ВД между группами растений достоверна.

менный, занимающие в настоящее время маньчжуро-даурский (молочай), дауро-монгольский (стеллера) и евразиатский (змеевка) ареалы (Пешкова, 1972), отличаются значительной водоудерживающей способностью, что в комплексе с их биоморфологическими свойствами обусловливает их лучшую водообеспеченность. В эту же группу растений входит полынь холодная. Являясь эуксерофитом, это растение хорошо отзывается на увлажнение. В своем становлении как вида полынь холодная связана с мезофильными лесными формами (Крашенинников, 1958), что отразилось в особенностях ее водного режима, поддерживаемых приуроченностью к определенным местообитаниям, строением корневой системы. Все эти виды растений имеют органический осенне-зимний покой.

В отличие от вышеперечисленных степных ксерофитов житняк гребенчатый, мятлик оттянутый, овсяница Литвинова, бурачок двусемянный — выраженные ксерофиты с чертами криофильности, наиболее проявляемыми у бурачка, мятлика, овсяницы. Последние виды растений всегда зимуют с зелеными листьями, рано начинают рост. Побеги возобновления мятлика оттянутого в наиболее благоприятном микроклимате в отдельные годы начинают отрастать уже в марте, когда среднесуточные температуры еще отрицательны, а ночью могут достигать значительных величин (Павлов, 1959). Становление этих растений как видов связано с эпохой похолодания на фоне нарастающей сухости климата. Исключение составляет житняк гребенчатый, формирование этого вида происходило в третичное время, о чем свидетельствует его американо-евразиатский ареал. Это степной злак с широкой экологической амплитудой (Пешкова, 1972). В целом виды растений рассматриваемой группы отличаются более низким по сравнению с предыдущей группой содержанием воды, меньшей водоудерживающей способностью, но значительной устойчивостью к обезвоживанию, особенно бурачок двусемянный, мятлик оттянутый, овсяница Литвинова. Зимуют эти растения в состоянии вынужденного покоя.

Таким образом, исследования показали, что между особенностями водного режима, биоморфологическими свойствами, характером осенне-зимнего покоя и происхождением степных ксерофитов Забайкалья существует связь. Проявилась роль исторического фактора в неоднородности экологического типа и групп ксерофитов.

Развитие приспособлений, обеспечивающих способность сохранить запас влаги в тканях за счет водоудерживающей способности, характерно для более мезофильных (молочай, стеллера, змеевка, полынь) и термофильных (молочай, змеевка, стеллера) видов, связанных исторически с климатом более влажным и теплым, существовавшим на данной территории в третичное время.

Устойчивость к обезвоживанию развивалась у тех степных ксерофитов, которые как виды формировались в эпоху похолодания климата (мятлик, бурачок, овсяница) или испытали сильное его влияние (житняк) при параллельно нарастающей аридности климата.

Нам представляется, что отмеченные приспособительные особенности обеспечивают исследованным ксерофитам Забайкалья способность переносить не только засуху, быть засухоустойчивыми, но и проявлять морозо- и зимостойкость. У мезоксерофитов, термофилов, исследованных нами, высокая общая оводненность и водоудерживающая способность сочетаются с состоянием органического осенне-зимнего покоя, одного из условий морозоустойчивости (Туманов, 1979). Такое сочетание свойств — один из путей приспособления растений к условиям резко континентального климата региона. Другой путь у растений, устойчивых к обезвоживанию и зимующих в состоянии вынужденного покоя. Этот путь адаптации в данных условиях, возможно, имеет больше преимуществ, чем первый. Такой путь приспособления не только обусловливает устойчивость к экстремальным условиям лета и зимы (способность выносить летнюю и зимнюю засухи, избегать внутриклеточного образования льда, причем защитные вещества накапливаются и в состоянии вынужденного покоя), но и, обеспечивая возможность длительной вегетации, позволяет активнее использовать короткий вегетационный период, разнообразие микроклиматических условий весной и осенью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 325 с. — *Генкель П. А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 279 с. — *Горшкова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 272 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Изд-во АН СССР СО СиФиБР, 1971. С. 5—113. — *Горшкова А. А., Копытова Л. Д.* Биологические особенности степных ксерофитов Забайкалья // Физиология засухоустойчивых растений. М.: Наука, 1971. С. 280—286. — *Гуричева Н. П., Измайлова Н. Н., Слемнев Н. В., Лхагвасурэн С. Stellera chamaejasme* (*Thymelaeaceae*) в степях Восточного Хангая // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 4. С. 453—463. — *Дулепова Б. И.* Степи горной лесостепи Даурии. Иркутск: Изд-во Минпрос. РСФСР, 1985. — *Крашенинников И. М.* Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода *Euartemisia* // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 85—88. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. С. 264. — *Павлов Е. И.* Записки натуралиста. Чита: Изд-во Читинское книжное, 1959. С. 5—9. — *Павлова Н. Е.* О водном режиме степных растений Забайкалья в связи с перезимовкой // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, 1982. С. 55—82. — *Павлова Н. Е.* К вопросу о зимующем состоянии степных растений Забайкалья // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 118—124. — *Павлова Н. Е.* Эколого-физиологические особенности перезимовки степных травянистых многолетников Забайкалья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Иркутск, 1986. 20 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пильщикова Н. В.* Водообмен растений // Практикум по физиологии растений. М.: Наука, 1972. С. 37—51. — *Полюшкин А. П., Горшкова А. А.* Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. С. 50—55. — *Рещиков М. А.* К вопросу об истории степной растительности Забайкалья и геоботаническом районировании // Естественные пастбища Забайкалья и приемы повышения устойчивости растений к засухе и холоду. Улан-Удэ: Минпрос РСФСР, 1971. С. 71—82. — *Свешникова В. М.* Доминанты Казахстанских степей. Л.: Наука, 1979. 191 с. — *Сулейманов И. Г.* Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. С. 139—165. — *Туманов И. И.* Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Читинский государственный
педагогический институт.

Получено 12 I 1988 г.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Л. П. Логинова

ДВА НОВЫХ ТАКСОНА РОДА *CYCLOTELLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

L. P. LOGINOVA. TWO NEW TAXA OF THE GENUS *CYCLOTELLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Детальное изучение морфологии панциря таксонов *Cyclotella comta* var. *temperoides* и *C. reczickiae* в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) позволило пересмотреть их статус и выделить новый вид *C. temperiana* и новую разновидность *C. reczickiae* var. *diversa*.

В среднеплейстоценовых озерно-старичных отложениях, вскрытых в борту оврага Матвеев Ров у д. Малая Александрия Шкловского р-на Могилевской обл. БССР, обнаружена богатая и разнообразная флора *Cyclotella* Kütz. В ее составе имеются редкие, интересные и новые виды, к которым относится описываемый *Cyclotella temperiana*, встреченный в составе флоры в большом количестве. Первоначально этот вид был определен в световом микроскопе (СМ) как *Cyclotella temperei* Perag. et Herib. (Cyўbi, 1971), описанный J. Heribaud (1893) из плиоценовых отложений Центрального Французского массива и позднее найденный A. Ehrlich (1966) в виллафранкских отложениях Верхней Лауры (Франция). *C. temperei* отмечен В. С. Порецким (1953) в неогеновых отложениях Закавказья, а также Э. И. Лосевой (1982) — в небольшом количестве в верхнеплиоценовых отложениях Прикамья и автором (Логинова, 1979) в среднеплейстоценовых образованиях Белоруссии и в окр. г. Чекалина Тульской обл. Однако и Э. И. Лосева, и автор отмечают, что найденные формы отличаются от типовой размерами центрального поля и его орнаментацией. Изучение этого вида в СЭМ позволило выявить не только сходство, но и существенные отличия от типового материала *C. temperei*, а также установить наличие некоторых структурных элементов, характерных для *C. comta*, на основании чего автор выделил новую разновидность *C. comta* var. *temperoides* (Логинова, 1987). Дальнейшие детальные исследования этого таксона в СЭМ привели к необходимости его выделения в самостоятельный вид *C. temperiana*, поскольку он занимает промежуточное положение между видами *C. temperei* и *C. comta*.

Из нижнеплейстоценовых отложений Белоруссии и Латвии был описан новый вид *C. reczickiae* Churs. et Log. (Хурсевич, Логинова, 1984), характерный для беловежского межледниковья, встреченный в массе. В этом виде четко выделяются две формы (с грушевидным и круглым центральным полем, последняя встречается в позднем плейстоцене) (Анциферова, 1986). Ввиду их разобщенной встречаемости в разновозрастных отложениях и притом в большом количестве, автор счел необходимым выделение новой разновидности как отдельной систематической единицы. Описание новых таксонов приводится ниже.

Cyclotella temperiana (Log.) Log. comb. et stat. nov. — *Cyclotella temperei* Perag. et Herib. sensu Логинова, 1979 : 82, табл. IV, фиг. 7—13; sensu Лосева, 1982 : 65, табл. 5, фиг. 29—32; *Cyclotella comta* var. *temperoides* Log., Докл. АН БССР. Т. XXXI, № 12, 1987 : 1121, рис. 2, фиг. 1—11.

Голотип: Минск, ИГиГ АН БССР, препарат № 209А, Белорусская ССР, Могилевская обл., Шкловский р-н, глубина 4.40—4.50 м, мергель, средний плейстоцен (лихвинское межледниковье), табл. I.

Панцирь низкоцилиндрический. Створки концентрически-волнистые с выпуклой или вогнутой центральной частью, 6—20 мкм в диам. Краевая зона шириной 2/3 радиуса створки состоит из простых, извилистых, неравной длины штрихов, чередующихся длинных с короткими. Штрихи состоят из двух рядов мелких пор, расположенных в шахматном порядке (50—60 в 10 мкм). Над одним из укороченных штрихов на расстоянии 1/3 радиуса от края створки на наружной поверхности створки находится округлое отверстие двугубого выроста. Штрихи разделены узкими гиалиновыми полосами, дихотомически ветвящимися от центра к краю створки. Центральное поле маленькое, округлое, с несколькими рассеянными ареолами и более мелкими отверстиями центральных выростов с опорами. Центральные выросты с тремя опорами немногочисленные. Альвеолы сложные, вытянутые по периметру, состоящие из 3—4 простых, разделенных внутриальвеолярными перегородками. На более грубых межальвеолярных перегородках, шир. 0.6—0.8 мкм, расположены краевые выросты с двумя опорами (табл. I, *1—10*).

Пресноводный, очевидно, вымерший вид.

Поздний плиоцен — Прикамье (единично); ранний плейстоцен (беловежское межледниковье) — Белоруссия, РСФСР (единично); средний плейстоцен (лихвинское межледниковье) — Белоруссия, Тульская обл. (в массе).

Новый вид имеет сходство с *C. temperei* по характеру расположения штрихов и их строению, отличается от него размерами центрального поля, наличием ареол в центральной части створки, числом и расположением двугубых выростов. У *C. temperei* несколько двугубых выростов с различной ориентацией щели на внутренней поверхности, расположенных у основания альвеолы на границе загиба и лицевой части створки (Ehrlich, 1969, pl. 1, 7, 10), в то время как у нового вида всего один двугубый вырост и в прикраевой зоне. По наличию ареол в центральной части створки и другим признакам *C. temperiana* сходен с *C. comta*, отличаясь от последнего меньшими размерами и структурой центрального поля, а также чередованием длинных и коротких извилистых штрихов.

Cyclotella reczickiae var. diversa Log. var. nov. — *Cyclotella reczickiae* Churs. et Log. sensu Хурсевич, Логинова, 1984 : 52, рис. 1, фиг. 1, 6, 7; рис. 2, фиг. 1.

Голотип: Минск, ИГиГ АН БССР, препарат № 203А; Белорусская ССР, Речицкий р-н, скв. 13 (д. Красная Дуброва), глубина 42.5—42.6 м, сапропелит, нижний плейстоцен (беловежское межледниковье), табл. II, 4.

Панцирь низкоцилиндрический. Створки круглые, тангентально-волнистые, 7—17 мкм в диам. Структура краевой зоны, шириной до 1/2 радиуса створки, состоит из тонких прямых штрихов (16—20 в 10 мкм) и разделяющих их гиалиновых полос. Штрихи состоят из двух рядов мелких пор (50—60 в 10 мкм), иногда между ними, чаще ближе к краю, отмечается средний ряд, образованный еще более мелкими, прерывисто расположенными и часто попарно сближенными порами. Двухрядные штрихи в центральной части слабо различимы в СМ. Над одним несколько укороченным штрихом на наружной поверхности створки находится отверстие двугубого выроста. Альвеолы простые, узкие. Краевые выросты с двумя опорами расположены на 2—5 межальвеолярных углубленных перегородках. Двугубый вырост в прикраевой зоне имеет разную ориентацию щели. Центральное поле створки большое, округлое, покрытое мелкими порами и крупными округлыми или овальными лакунами, 0.5—1.3 мкм в диам., сосредоточенными на вогнутом участке. Центральные выросты с двумя опорами, в количестве 1—3, в центре (табл. II, 3—5, 8—12).

Пресноводная, очевидно, вымершая разновидность.

Ранний плейстоцен (беловежское межледниковье) — европейская часть СССР. Поздний плейстоцен (микулинское межледниковье) — центральные районы Восточно-Европейской равнины. Вне СССР: плейстоцен (фердинандовский интергляциал) — Польша.

Отличается от типовой разновидности (Хурсевич, Логинова, 1984 : 52, рис. 1, 3—5) правильным округлым очертанием центральной части створки и одинаковой длиной всех штрихов. Типовая разновидность имеет грушевидное центральное поле и 4—5 смежных укороченных штрихов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анциферова Г. А. Микулинская реликтовая диатомовая флора // История древних озер. Л., 1986. С. 120—122. — *Логинова Л. П.* Палеогеография лихвинского межледниковья средней полосы Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1979. 128 с. — *Логинова Л. П.* Новые таксоны рода *Cyclotella* Kütz. из урочища Матвеев Ров Могилевской области // Докл. АН БССР. 1987. Т. 31, № 12. С. 1118—1121. — *Лосева Э. И.* Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л.: Наука, 1982. 204 с. — *Порецкий В. С.* Ископаемые диатомовые водоросли Кисатиби Ахалцихского района Грузинской ССР // Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. С. 13—54. — *Суўві Л. П.* Дыятомавыя водарасці александрыйскіх (ліхвінскіх) адкладаў Беларусі (по разрэзу Мацвееў роў) // Антрапаген Беларусі. Минск: Навука і тэхніка, 1971. С. 204—212. — *Хурсевич Г. К.*, *Логинова Л. П.* Новый вид рода *Cyclotella* Kütz. из нижнеантропогеновых древнеозерных отложений Белоруссии и Латвии // Докл. АН БССР. 1984. Т. 28, № 1. С. 52—55. — *Ehrlich A.* Contribution á l'étude des gisements volcano-lacustres a Diatomées de la region de Rochessauve et de Saint-Bauzile (Ardèche) // Bull. Soc. Geol. France. 1966. 7 sér. T. 8. P. 311—321. — *Ehrlich A.* Micropaléontologie et morphologie ultrastructurale // C. R. Acad. Sci. Paris. 1969. T. 268. P. 2556—2558. — *Heribaud J.* Les Diatomées d'Auvergne. Paris; Clermont-Ferrand, 1893. 255 p.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск.

Получено 10 XI 1988.

УДК 633.3 : 582 (470)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

З. С. Горлачева

НОВЫЙ ВИД РОДА *CIRSIUM* (*ASTERACEAE*)

Z. S. GORLACHEVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CIRSIUM* (*ASTERACEAE*)

Описывается новый вид рода *Cirsium*, приводятся его ареал и систематические отличия.

Вид *Cirsium esculentum* (Siev.) С. А. Mey. занимает довольно большой ареал. Он широко распространен в европейской части СССР, Западной Сибири, Забайкалье, Средней Азии, Центральной Сибири.

Впервые описание данного вида приводится С. Г. Гмелиным (Gmelin, 1749). Автор обращает внимание на варьирование окраски венчика и выделяет несколько разновидностей. Разновидность с белыми цветками Гмелин указывает для провинции «Isetensi» (Свердловская обл.), а с красными цветками — для берегов рек Ангары и Баргузин.

Во «Флоре СССР» (1963) для *C. esculentum* приводится красная окраска цветков на протяжении всего ареала, что не соответствует действительности. При изучении данного вида было замечено, что для разных регионов окраска венчика варьирует: красная, желтая, белая. бледно-розовая. Это явление привлекало внимание и раньше (впервые на это указывает Гмелин во «Флоре Сибири»).

Н. В. Клоков во «Флоре УРСР» (1962) по поводу окраски цветков *C. esculentum* отмечает: «Наше описание кое в чем расходится с описанием этого вида из более восточных районов. Б. К. Шишкин и Л. П. Сергиевская указывают для этого вида во «Флоре Западной Сибири» (т. XI, с. 2894) лилово-пурпурные цветки, что у нашего растения никогда не бывает. Возможно, что восточноевропейская раса отличается от типичной сибирской» (с. 548).

При уточнении распространения данного вида в зависимости от окраски цветков была просмотрена имеющаяся литература, а также изучены сборы этого вида из гербариев Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Ботанического сада Молдавской ССР (CHIS), Донецкого ботанического сада АН УССР (DNZ).

На основании полученных данных вырисовывается следующая картина. Растения с бледноокрашенными цветками произрастают в европейской части СССР. Ареал растений с красными цветками занимает Западную и Центральную Сибирь, включая Забайкалье, северную и восточную части Казахстана, Прибалхашье, северо-восточную часть Узбекистана. Граница данных ареалов проходит по Уралу.

Наряду с различной окраской цветков многие авторы (Ledebour, 1846 : 743—744; Комаров, 1907 : 754; Крылов, 1949 : 2896—2898; Попов, 1959 : 753, и др.) отмечают, что у растений с территории Сибири корзинки крупнее, чем у экземпляров из европейской части СССР. Так, К. Ледебур во «Flora Rossica» отмечал, что у сибирской расы корзинка часто вдвое больше, чем у европейской. В. Л. Комаров, описывая экземпляры с территории Центральной Сибири, подчеркивает, что корзинки крупные, длина обертки, как и ширина, больше 3 см. Во «Флоре Западной Сибири» (1949) П. Н. Крыловым указывается ширина корзинок 2.5—3.5 см, в то время как у растений из европейской части СССР (наши замеры) длина обертки 2—3 см, а ширина 1.5—2.5 см, очень редко 3 см.

Кроме размеров корзинки данные расы различаются степенью опушения листовой пластинки. Так, для экземпляров с пурпурными цветками (CHIS), собранных из Красноярского края и Сибири, характерно хорошо выраженное опушение листа с обеих сторон, особенно густое по жилке и по краю листа, а также наличие антоциановой окраски центральной жилки и черешка листа. У растений же из европейской части СССР со светлым венчиком лист опушен очень слабо: или только по жилке, или очень рассеянно по всей его пластинке. По краю листа опушение отсутствует, жилка листа светло-желтая.

Исходя из вышесказанного можно сделать вывод: расы с бледноокрашенными цветками и пурпурными цветками являются викарными видами. Эти виды близки по своим признакам, представляют собой единый генетический ряд и являются результатом расчленения более древнего исходного вида, распространенного по всей северной Голарктике.

Некоторая разница в описании окраски цветков (белые, беловато-желтые, бледно-розовые) объясняется следующим образом. В начальной фазе цветения цветок имеет бледно-розовую окраску за счет более интенсивно окрашенных пыльников. В конечной фазе цветения, особенно в период созревания семян, пигмент в пыльниках разрушается, и цветки приобретают желтовато-белую окраску.

Исходя из того, что растения с бледно-розовыми цветками имеют собственный ареал и отличаются от пурпурноцветковой расы такими признаками, как размеры корзинки и опушение листа, мы считаем необходимым восточную расу с бледно-розовыми цветками описать как новый вид.

Cirsium roseolum Gorlaczeva sp. nov. (=*C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey., p. p. excl. typo). — Planta perennis, tota pallide viridis. Rhizoma abbreviatum, radicibus funiformibus plurinis. Caulis subnullus aut elongatus, (1) 5—36 (60) cm alt., sulcatus, pilis flexuosis tectus, subtus violaceo tinctus. Folia radicalia in rosulam congesta, 16—46 cm lg., 3—9 cm lt., epetiolata; folia caulina petiolata, 15—30 cm lg., 3—5 cm lt.; petiolis spinoso-alatis. Folia omnia lineari-lanceolata, pinnatifida vel subpinnatipartita, lobis triangulari-ovatis spinoso-ciliatis, spinis (4) 7—10 mm lg., terminatis utrinque glabra, ad nervum medium solum piliscoloratus multicellularibus dispersa vel utrinque disperse pilosa. Calathidia in numero 5—12 ad caulis apicem congesta, oblongo-ovata 2.5—3.5 cm lg., 1.5—2.5 (3) cm lt., bracteis anguste lanceolatis cincta. Involucrum 2—3 cm lg. Involucri 2—3 cm longi glabri phylla imbricata, adpressa, ovato-lanceolata, ad basin 4 mm lt. et ad 1 cm lg., spina terminata, flava, ad 2 mm lg., margine anguste mebranacea et rarissime breviciliata; interiora lineari-lanceolata, sensim attenuato-acuminata, apice acuta, sed spina destituta, tenuiter et crebre ciliata, intrinsecus rugosa pilosiuscula. Corolla pallide rosea vel albida, 2.9—3.1 cm lg., parte dilatata supra medium quinquepartita, tubo 16—1.8 cm lg. Pappus 2.7—3.1 cm lg. Achenia 5 mm lg., 2 mm lt., subtetragona, pallide cinerescentia, striis obscuris longitudinalibus ornata. Fl. VIII—X. Habitat in pratis humidis subsalsuginosis.

Typus: RSS Ucraina, prov. Donetzk, in vicinis opp. Rajgorodok, pratum humidum, 16 IX 1980. Z. Gorlaczeva (LE).

Affinitas. A specie proxima — *C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey. floribus pallide roseis, calathidiis minoribus, foliis sparsius pilosis et area geographica differt.

Многолетник, все растение светло-зеленое. Корневище укороченное с многочисленными шнуровидными корнями. Стебель почти отсутствует или удлиненный (1) 5—36 (60) см. выс., бороздчатый, покрытый курчавыми волосками, внизу фиолетовый. Листья прикорневой розетки 16—46 см дл., 3—9 см шир., бесчерешковые; стеблевые листья черешковые, 15—30 см дл., 3—5 см шир.; черешки колючезубчатые. Все листья линейно-ланцетные, перисто-надрезанные или почти рассеченные на округло-яйцевидные или треугольные доли, по краю колючереснитчатые; на верхушке зубцов колючки достигают (4) 7—10 мм дл. Пластинка листа с обеих сторон голая, лишь по средней жилке слабо опушенная многоклеточными волосками, или с обеих сторон рассеянно опушена. Корзинки скучены на верхушке стебля по 5—12, продолговато-яйцевидные, 2.5—3.5 см дл., 1.5—2.5 (3) см шир. и окружены узколанцетными верхушечными листьями. Обертка 2—3 см дл., голая; листочки обертки прижатые, черепитчатые, яйцевидно-ланцетные, в основании 4 мм шир. и до 1 см дл.; верхушка их заканчивается колючкой до 2 мм дл., по краю с узкой перепончатой каймой и с очень редкими короткими ресничками; внутренние листочки обертки линейно-ланцетные с заостренной верхушкой без колючки и с тонкими густыми ресничками; изнутри поверхность морщинистая и опушена короткими волосками. Венчик бледно-розовый или почти белый, 2.9—3.1 см дл., в расширенной части выше половины пятираздельный, его трубочка 1.6—1.8 см дл. Хохолок 2.7—3 см дл. Семянка 5 мм дл., 2 мм шир., неясно четырехгранная, светло-серая с черными продольными черточками. Цв. VIII—X.

Тип: УССР, Донецкая обл., окр. сел. Райгородок, влажный луг, 16 IX 1980, З. Горлачева (LE).

Родство. Близок к *C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey., но отличается бледно-розовыми цветками, менее крупными корзинками, слабо опушенными листьями и ареалом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клоков М. В. Рід *Cirsium* Adans. // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1962. Т. 11. С. 525—548. — *Комаров В. Л.* Род *Cirsium* Tourn. // Флора Маньчжурии. СПб.: Типо-литография «Герольд», 1907. Т. 3. С. 747—754. — *Крылов П. Н.* Род *Cirsium* L. // Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1949. Вып. 11. С. 2884—2902. — *Попов М. Г.* Род *Cirsium* L. // Флора Центральной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 752—755. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 28. 653 с. — *Gmelin S. G.* Flora sibirica. Petropoli: Typographia Academiae Scientiarum, 1749. Vol. 2. 264 p. — *Ledebour C. F.* Cirsium Tournef. // Flora Rossica. Stuttgartiae: Sumtibus Librariae E. Schweizerbart, 1846. Vol. 2. P. 724—745.

Донецкий ботанический сад АН УССР. Получено 12 X 1988.

УДК 56 : 581 (574.3)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

А. Н. Куприянов

О НОВОМ ВИДЕ РОДА *GYPSOPHILA* (*CARYOPHYLLACEAE*) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

A. N. KUPRIJANOV. ON A NEW SPECIES OF THE GENUS *GYPSOPHILA* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM CENTRAL KAZAKHSTAN

Приводится описание нового вида *Gypsophila rupestris*, собранного в горах Ортау Джезказганской обл. Казахской ССР.

Просматривая многочисленные коллекции *Gypsophyla patrinii* Ser., хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), Института ботаники АН КазССР (АА) и Карагандинского ботанического сада АН КазССР, мы пришли к выводу о необходимости выделения нового вида.

Gypsophila rupestris A. Kupr. sp. nov. (sect. *Capitatae* Boiss.) — *G. patrinii* auct. non Ser.: Шишк. 1930, Фл. Юго-Востока, 4 : 297.

Planta perennis radice crassa multicipite, caudiculis abbreviatis lignosis pulvinos caespitosos 10—20 cm formantibus. Caules tenues, glabri erecti 25—35 cm alti, caudiculis abbreviatis 6 plo et plus longiores, supra medium ramosi. Folia linearia ad acicularia 1.0—2.0 cm longa, 0.4—1.0 mm lata, glabra. Inflorescentia corymboso-paniculata, pedunculis 4—6 mm longis, bracteis paleaceis. Calyx campanulatus, 2.0—2.5 mm longus, ad trientem in dentes acutos, margine albo-paleaceos dissectus; petala alba vel vix roseola, calyce sesqui longiora; capsula late ovoidea, 4 mm longa. Semina ad 1.2 mm in diam., rugoso-tuberculata.

Typus: RSS Kazachstania, prov. Dzheskazgan, montes Ortau, 14 IX 1988, A. Kuprijanov (LE).

Affinitas. A *G. preobraschenskii* Czern. foliis, calyce corollaque minoribus et inflorescentia umbellata laxa (nec compacta) differt.

Растение многолетнее, корень толстый, многоглавый; укороченные одревесневшие побеги образуют дерновинки-подушки 10—20 см; стебли тонкие, голые, прямостоячие, 25—35 см высоты, более чем в 6 раз превышающие укороченные побеги, ветвящиеся выше середины. Листья от линейных до игольчатых, 1.0—2.0 см дл., 0.4—1.0 мм шир., голые. Соцветие щитковидно-метельчатое, цветоносы 4—6 мм дл., прицветники пленчатые; чашечка колокольчатая, 2.0—2.5 мм дл., на 1/3 рассечена на острые, по краям белопленчатые зубцы, лепестки белые или слегка розоватые, в полтора раза длиннее чашечки, коробочка широкояйцевидная, 4 мм дл. Семена до 1.2 мм диам., морщинисто-бугорчатые.

Тип: Казахская ССР, Джезказганская обл., горы Ортау, 14 IX 1988, А. Куприянов (LE).

Паратипы (paratypi): Улутау, 14 VII 1955, В. И. Грубов (LE); Карагандинская обл., горы Кзыл-Тау, 20 IX 1959, З. В. Карамышева (LE); Акмолинская обл., басс. реки Терсаккан, гора Байжанжал, 21 VI 1957, В. И. Грубов, Б. А. Быков; Карагандинская обл., горы Ортау, окр. совхоза Ортаусский, 11 VIII 1958, Давыдова (LE).

Родство. От *G. preobraschenskii* Czern. отличается более мелкими размерами листьев, чашечки и венчика; цветки собраны в рыхлом, а не в плотном зонтиковидном соцветии.

Произрастает на щебнистых склонах гранитных низкогорий, по трещинам между гранитными плитами.

Карагандинский ботанический сад
АН КазССР.

Получено 9 I 1989.

УДК 582.542.1 (571.1/5)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

С. В. Овчинникова [1]

ОБЗОР СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *PUCCINELLIA* (*POACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. THE SYNOPSIS OF SIBERIAN SPECIES OF THE GENUS *PUCCINELLIA* (*POACEAE*)

Приведена система сибирских видов рода *Puccinellia*. В составе рода описаны 1 новая секция, 6 новых подсекций, 8 новых рядов.

Система рода *Puccinellia* Parl., изложенная В. И. Кречетовичем (1934) во «Флоре СССР», была до настоящего времени наиболее полной и детально разработанной. В ней впервые предложены внутриродовые подразделения. Учтено 40 видов, в том числе 21 вид описан впервые. Виды относятся к 6 секциям и 14 рядам. Кречетовичем изучено 9 сибирских видов, однако с положением их в системе трудно согласиться. За последние годы накопились новые данные по морфологии, анатомии и кариологии бескильниц (Sørensen, 1953; Polunin, 1959; A. Löve, D. Löve, 1961; Соколовская, Пробатова, 1975; Пробатова, Соколовская, 1980; Englmaier, 1982; Сергиенко, 1983). Описан ряд новых видов из Сибири, Аляски и Центральной Азии (Ohwi, 1935; Kitagawa, 1936, 1951; Swallen, 1944; Цвелев, 1955, 1964, 1968, 1971, и др.). Это привело к необходимости пересмотра системы.

Наиболее обоснованную систему рода предложил Н. Н. Цвелев (1973, 1976). Система основана на морфологических, экологических и в ряде случаев на анатомических данных. В нее вошло 44 вида. Род разделен на 5 секций, из них секция *Pseudocolpodium* выделена автором. Цвелев изучил 20 сибирских видов и 1 подвид, но часть видов не нашла обоснованного места в системе. Кроме того, секции *Xeratropis* (V. Krecz.) Bor и *Puccinellia*, по нашему мнению, требуют более детального деления.

Специального таксономического исследования сибирских бескильниц ранее не проводилось. В связи с этим было предпринято изучение систематики бескильниц Сибири. Нами изучены гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского государственного университета (MW), Центрального сибирского ботанического сада (NS), в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) и Института биологии ЯФ СО АН СССР (г. Якутск). Проведены наблюдения за растениями в природе, собран материал для морфологического и палинологического изучения во время экспедиционных работ 1983—1988 гг. в Тюменской, Курганской, Омской, Новосибирской областях, на Алтае, в Туве, Хакасии, Бурятии, в Якутской АССР и Таймырском автономном округе. Это позволило разрешить спорные вопросы таксономии некоторых видов и уточнить положение их в системе рода. Ниже изложена система рода, включающая все сибирские виды.

---

[1] Более ранние работы опубликованы под фамилией С. В. Бубнова.

Gen. *Puccinellia* Parl.

Sect. 1. *Paralochloa* (V. Krecz.) Bor, 1970, in Rech. fil. Fl. Iran. 70 : 62, quoad nom.; Цвелев, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 86; он же, 1976, Злаки СССР : 500. — *Atropis* sect. *Paralochloa* ser. *Littorales* V. Krecz. 1934, Фл. СССР, 2 : 470.

Растения со стелющимися и укореняющимися в узлах надземными побегами. Веточки метелки гладкие или слабошероховатые. Нижние цветковые чешуи голые или слабоволосистые, с ясно выраженными жилками, по краю гладкие, без ресничкоподобных зубчиков. Пыльники 1.2—2.5 мм дл. Облигатно литоральные растения.

Лектотип: *P. maritima* (Huds.) Parl.

Виды: 1. *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. Вне Сибири: *P. maritima* (Huds.) Parl.

Sect. 2. *Xeratropis* (V. Krecz.) Bor, 1970, l. c. : 66, Цвелев, 1973, цит. соч. : 86; он же, 1976, цит. соч. : 501. — *Atropis* sect. *Xeratropis* V. Krecz., 1934, цит. соч. : 486.

Высокие дерновинные растения. Веточки метелки сильно шероховатые, реже с отдельными шипиками. Нижние цветковые чешуи в нижней части б. м. волосистые, жилки не выражены, по краю с ресничкоподобными зубчиками. Пыльники 0.9—2 (2.3) мм дл. Растения солончаков и солончаковых лугов.

Лектотип: *P. gigantea* (Grossh.) Grossh.

Секция *Xeratropis* принимается нами в объеме, данном Цвелевым (1976). В пределах секции нами выделены две подсекции: *Festuciformes* Ovczinnikova и *Asiaticae* Ovczinnikova. Виды подсекции *Festuciformes* распространены в Средиземноморье, на Кавказе, в Средней Азии, по югу Европы и в Западной Сибири. Подсекция *Asiaticae* имеет наибольшее видовое разнообразие в Восточной Сибири и Центральной Азии.

Subsect. 1. Festuciformes Ovczinnikova subsect. nov. — ser. *Pseudo-festuciformes* V. Krecz. 1934, цит. соч.: 486. — ser. *Convolutae* V. Krecz. 1934, цит. соч.: 488. — ser. *Bulbosae* V. Krecz. 1934, цит. соч. : 490. — Plantae rigidae. Ligulae hastatae, margine dentatae, lacerae, 2—4 mm longae. Paniculae compressae vel subdiffusae, ramulis longis et abbreviatis. Spiculae apice basique ramulorum fasciculos formantes, sessiles. Glumae acutiusculae, inferiores 1—1.75 mm longae, superiores 1.5—2.5 mm longae. Lemmata acutiuscula vel triangulari-truncata. Grana pollinis uniporata, globosa vel elliptica, 8.5—12.5 mkm in diam.; exinii sculptura tuberculata, tuberculis rotundatis, crebre ac irregulariter dispositis, interdum per 4—6 approximatis.

Typus: *P. gigantea* (Grossh.) Grossh.

Растения жесткие. Язычки листьев копьевидные, с рваным зубчатым краем, 2—4 мм дл. Метелки сжатые или слегка раскидистые, с длинными и укороченными веточками. Колоски сидят пучками на концах и у основания веточек. Колосковые чешуи островатые, нижние 1—1.75 мм дл., верхние 1.5—2.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи островатые или треугольно-срезанные. Пыльцевые зерна 1-поровые, шаровидные или эллиптические, 8.5—12.5 мкм в диам. Скульптура экзины бугорчатая, бугорки округлые, неравномерно и часто расположенные, иногда сближенные по 4—6.

Тип: *P. gigantea* (Grossh.) Grossh.

Виды: 2. *P. gigantea* (Grossh.) Grossh., 3. *P. dolicholepis* V. Krecz., 4. *P. waginiae* Bubnova. Вне Сибири: *P. poecilantha* (C. Koch) Grossh., *P. festuciformis* (Host) Parl., *P. limosa* (Schur) Holmb., *P. bilykiana* Klok., *P. bulbosa* (Grossh.) Grossh., *P. diffusa* V. Krecz., *P. macropus* V. Krecz., *P. fominii* Bilyk, *P. roshevitsiana* (Schischk.) Tzvel., *P. ciliata* Bor.

Subsect. 2. Asiaticae Ovczinnikova subsect. nov. — Plantae molles. Ligulae spathulatae margine inaequales, dorso aculeolatae, 0.7—2 mm longae. Paniculae valde diffusae, ramulis longis, spiculis sessilibus nullis. Glumae obtusiusculae, inferiores 0.6—1.3 (1.4) mm longae, superiores 0.8—1.65 (2.0) mm longae. Lemmata rotundata. Grana pollinis uniporata, globosa vel elliptica, (10) 11.5—13 mkm in diam; exinii sculptura tuberculata, tuberculis per 4—7 congestis, areolas formantibus.

Typus: *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.

Растения мягкие. Язычки лопатчатые с неровным краем, на спинке с шипиками, 0.7—2 мм дл. Метелки сильно раскидистые с длинными веточками, без сидячих колосков. Колосковые чешуи туповатые, нижние 0.6—1.3 (1.4) мм дл., верхние 0.8—1.65 (2) мм дл. Нижние цветковые чешуи закругленные. Пыльцевые зерна 1-поровые, шаровидные или эллиптические, (10) 11.5—13 мкм в диам. Скульптура экзины бугорчатая, бугорки сгруппированы по 4—7, образуют площадки.

Тип: *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.

Ser. 1. Tenuiflorae Ovczinnikova ser. nov. — *Atropis* sect. *Xeratropis* ser. *Tenellae* V. Krecz., 1934, цит. соч.: 493 nom. conf. Lemmata glabra vel rarius pilis solitariis praedita. Paleae superiores secus carinas apice aculeolis aliquot armatae. Antherae 0.9—1.5 (1.6) mm longae.

Typus: *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.

Нижние цветковые чешуи голые или реже с единичными волосками. Верхние цветковые чешуи по килям вверху с несколькими шипиками. Пыльники 0.9—1.5 (1.6) мм дл.

Тип: *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.

Виды: 5. *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr., 6. *P. kulundensis* Serg., 7. *P. kalininiae* Bubnova, 8. *P. kreczetoviczii* Bubnova, 9. *P. jacutica* Bubnova, 10. *P. mongolica* (T. Norlindh) Bubnova. Вне Сибири: *P. tianschanica* (Tzvel.) Ikonn., *P. filifolia* (Trin.) Tzvel., *P. chinampoensis* Ohwi.

Этот ряд был описан Кречетовичем во «Флоре СССР» под названием *Tenellae* V. Krecz. Но в роде *Puccinellia* есть вид с таким же эпитетом — *P. tenella* (Lange) Holmb. — из другого родства. Чтобы не вносить путаницы в номенклатуру, мы считаем целесообразным дать ряду другое название на основании «Международного кодекса ботанической номенклатуры».

Ser. 2. Macrantherae Ovczinnikova ser. nov. — Lemmata secus nervos triente inferiore pilosissima. Paleae superiores secus carinas apice aculeolatae, basi longe pilosae. Antherae 0.9—1.8 mm longae.

Typus: *P. macranthera* V. Krecz.

Нижние цветковые чешуи по жилкам в нижней трети обильно волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям наверху с шипиками, внизу с длинными волосками. Пыльники 0.9—1.8 мм дл.

Тип: *P. macranthera* V. Krecz.

Виды: 11. *P. macranthera* V. Krecz., 12. *P. tenuissima* Litv. ex V. Krecz. Вне Сибири: *P. jeholensis* Kitagawa, *P. asperifolia* (Kitagawa) Kitagawa, *P. uchikawai* Kitagawa, *P. fauriei* Kitagawa.

Вид *P. tenuissima* занимает промежуточное положение между подсекциями *Festuciformes* и *Asiaticae*. Язычок листа, который является хорошим таксономическим признаком на уровне подсекции, у вида *P. tenuissima* такой же, как у видов подсекции *Festuciformes*, а по строению колоска, по признакам пыльцевых зерен он близок к подсекции *Asiaticae*, куда мы его и относим.

Sect. 3. *Hiphelochloa* (V. Krecz.) Bor, цит. соч.: 63, Цвелев, 1973; цит. соч. : 87; он же, 1976, цит. соч. : 504. — *Atropis* sect. *Hiphelochloa* V. Krecz. p. p., 1934, цит. соч. : 474.

Невысокие дерновинные растения. Веточки метелки обычно гладкие, реже слабо шероховатые. Нижние цветковые чешуи голые, жилки не выражены, по краю с ресничкоподобными зубчиками или почти без них. Пыльники 1—2 (2.5) мм дл. На солонцеватых лугах и галечниках в высокогорьях.

Лектотип: *P. pamirica* (Roshev.) V. Krecz.

Виды: 13. *P. altaica* Tzvel. Вне Сибири: *P. pamirica* (Roshev.) V. Krecz., *P. subspicata* V. Krecz., *P. vachanica* Ovcz. et Czuk., *P. pauciramea* (Hack.) V. Krecz., *P. nudiflora* (Hack.) Tzvel.

P. altaica близок по длине нижних цветковых чешуй и пыльников, а также по строению метелки к *P. dolicholepis*, с которым, видимо, связан по происхождению.

Sect. 4. *Puccinellia.*

Высокие дерновинные растения. Веточки метелки сильно-, реже слабошероховатые. Нижние цветковые чешуи близ основания волосистые, жилки не выражены, на верхушке с хорошо заметными ресничкоподобными зубчиками, очень редко без них. Пыльники 0.3—1 (1.35—1.9) мм дл. На глинистых и песчаных склонах, байджарахах, оползнях, в песчаных поймах рек, на солончаковых лугах, солончаках, по берегам соленых источников.

Лектотип: *P. distans* (Jacq.) Parl.

Subsect. 1. *Puccinellia* — Plantae rigidae. Ligulae obtusiusculae vel margine triangulares, ciliatae, 1.5—2 mm longae. Paniculae compressae, spiculis dense congestis, ramulis appressis, rarius reflexis. Glumae obtusiusculae, inferiores 1.0—1.5 mm longae, superiores 1.5—2.6 mm longae. Lemmata apice acutata vel rotundata. Grana pollinis uniporata, globosa, 12—14.5 mkm in diam. Exinii sculptura regulariter tuberculata, tuberculis in aculeolos sensim abeuntibus.

Typus: *P. distans* (Jacq.) Parl.

Растения жесткие. Язычки туповатые или с треугольным краем, по краю реснитчатые, 1.5—2 мм дл. Метелки сжатые, с густо расположенными колосками, веточки прижатые, реже отогнутые. Колосковые чешуи туповатые, нижние 1—1.5 мм дл., верхние 1.5—2.6 мм дл. Нижние цветковые чешуи заостренные или закругленные на верхушке. Пыльцевые зерна 1-поровые, шаровидные, 12—14.5 мкм в диам. Скульптура экзины равномерно бугорчатая, бугорки постепенно переходящие в шипики.

Тип: *P. distans* (Jacq.) Parl.

Ser. 1. Montanae Ovczinnikova ser. nov. — Lemmata basi solitarie pilosa. Paleae superiores secus carinas aculeolatae et pilosae. Antherae 0.8—1.1mm longae

Typus: *P. schischkinii* Tzvel.

Нижние цветковые чешуи в основании с единичными волосками. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками и волосками. Пыльники 0.8—1.1 мм дл.

Тип: *P. schischkinii* Tzvel.

Виды: 14. *P. schischkinii* Tzvel. Вне Сибири: *P. kuenlunica* Tzvel., *P. przewalskii* Tzvel., *P. stapfiana* Stew., *P. thomsonii* (Stapf) Stew.

Ser. 2. *Alpicolae* V. Krecz.

Нижние цветковые чешуи в основании с длинными волосками. Верхние цветковые чешуи с шипиками и волосками. Пыльники 0.7—0.9 мм дл.

Лектотип: *P. humilis* Litv. ex V. Krecz.

Виды: 15. *P. hackeliana* V. Krecz. Вне Сибири: *P. humilis* Litv. ex V. Krecz.

Ser. 3. *Puccinellia* — *Atropis* sect. *Euaatropis* ser. *Isolepides* V. Krecz. p. p. 1934, цит. соч.: 484. — ser. *Brachyantherae* V. Krecz. 1934, цит. соч.: 486. — sect. *Holmbergia* ser. *Virentes* V. Krecz. 1934, цит. соч.: 478. — Lemmata glabra. Paleae superiores secus carinas aculeolatae. Antherae 0.8—1.0 мм longae.

Typus: *P. distans* (Jacq.) Parl.

Нижние цветковые чешуи голые. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками. Пыльники 0.8—1 мм дл.

Тип: *P. distans* (Jacq.) Parl.

Виды: 16. *P. distans* (Jacq.) Parl. Вне Сибири: *P. glauca* (Regel) V. Krecz., *P. sevangensis* Grossh., *P. choresmica* V. Krecz.

Subsect. 2. Orientales Ovczinnikova subsect. nov. — Plantae molles. Ligulae truncatae, margine dorsoque ciliatae et aculeolatae, 2—3 mm longae. Paniculae pyramidales valde diffusae, ramulis scabris longis, spiculis paucis. Glumae obtusiusculae, inferiores 0.7—1.5 mm longae, superiores 1—2.5 mm longae. Lemmata obtusiuscule truncata. Grana pollinis uniporata, globosa, 11—13.5 mkm in diam. Exinii sculptura globuloso-tuberculata vel aculeolata, tuberculis aculeolisque per 4—8 congestis.

Typus: *P. borealis* Swall.

Растения мягкие. Язычки срезанные, по краю и спинке с ресничками и шипиками, 2—3 мм дл. Метелки пирамидальные, сильно раскидистые с длинными веточками, с небольшим числом колосков. Колосковые чешуи туповатые, нижние 0.7—1.5 мм дл., верхние 1—2.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи туповато срезанные. Пыльцевые зерна 1-поровые, шаровидные, 11—13.5 мкм в диам. Скульптура экзины комковато-бугорчатая или шипиковатая, бугорки и шипики сближены в группы по 4—8.

Тип: *P. borealis* Swall.

Ser. 1. Orientales Ovczinnikova ser. nov. — Lemmata basi parce pilosa. Paleae superiores secus carinas aculeolatae, rarissime praeterea pilosae. Antherae 0.5—0.8 mm longae.

Typus: *P. borealis* Swall.

Нижние цветковые чешуи в основании с немногими волосками. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками, очень редко и с волосками. Пыльники 0.5—0.8 мм дл.

Тип: *P. borealis* Swall.

Виды: 17. *P. borealis* Swall., 18. *P. interior* Sørensen, 19. *P. hauptiana* V. Krecz., 20. *P. neglecta* (Tzvel.) Bubnova, 21. *P. kamtschatica* Holmb. Вне Сибири: *P. sublaevis* (Holmb.) Tzvel.

Ser. 2. Capillares Ovczinnikova ser. nov. — Lemmata secus nervos pilosissima. Paleae superiores secus carinas aculeolatae et pilosae. Antherae 0.7—0.8 mm longae.

Typus: *P. capillaris* (Liljebl.) Jans.

Нижние цветковые чешуи по жилкам обильно волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками и волосками. Пыльники 0.7—0.8 мм дл.

Тип: *P. capillaris* (Liljebl.) Jans.

Виды: 22. *P. sibirica* Holmb. Вне Сибири: *P. capillaris* (Liljebl.) Jans., *P. pulvinata* (Fries) V. Krecz.

Американский арктический вид *P. arctica* (Hook.) Fern. et Weath. занимает промежуточное положение между *P. sibirica*, с которым схож по всем признакам пыльцевых зерен, и видами секции *Pseudocolpodium* Tzvel. главным образом по величине пыльников (1.5—2 мм дл.).

Subsect. 3. Angustatae Ovczinnikova subsect. nov. — Plantae molles. Ligulae hastatae vel tridentatae, margine ciliatae, 2.2—3.6 mm longae. Paniculae compressae compactae ramulis duobus levibus vel scabridis, ex uno nodo oriundis. Glumae acutiusculae, inferiores 0.8—2.4 mm longae, superiores 1.5—3.25 mm longae. Lemmata acute lanceolata. Grana pollinis uniporata elliptica 13—17 mkm. Exinii sculptura aculeolata, aculeolis minutis crebris.

Typus: *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf.

Растения мягкие. Язычки копьевидные или трехзубчатые с реснитчатым краем, 2.2—3.6 мм дл. Метелки сжатые, небольшие, с 2 гладкими или слабошероховатыми веточками, выходящими из одного узла. Колосковые чешуи островатые, нижние 0.8—2.4 мм дл., верхние 1.5—3.25 мм дл. Нижние цветковые чешуи остроланцетные. Пыльцевые зерна 1-поровые, эллиптические, 13—17 мкм. Скульптура экзины шипиковатая, шипики мелкие, часто расположенные.

Тип: *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf.

Ser. 1. Angustatae Ovczinnikova ser. nov. — *Atropis* sect. *Cryochloa* ser. *Boreales* V. Krecz. 1934, цит. соч.: 472 nom. conf. — Lemmata secus nervos ad trientem pilosissima. Paleae superiores secus carinas aculeolatae et pilosae. Antherae 0.6—1.0 mm longae.

Typus: *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf.

Нижние цветковые чешуи по жилкам на 1/3 обильно волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками и волосками. Пыльники 0.6—1 мм дл.

Тип: *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf.

Виды: 23. *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf., 24. *P. lenensis* (Holmb.) Tzvel. Вне Сибири: *P. fragiliflora* Sørensen, *P. palibinii* Sørensen.

Ser. 2. Jenisseienses Ovczinnikova ser. nov. — Lemmata secus nervos pilosissima. Paleae superiores secus carinas apice aculeolatae, inferius glabrae vel parce pilosae. Antherae 1.35—1.9 mm longae.

Typus: *P. jenisseiensis* (Roshev.) Tzvel.

Нижние цветковые чешуи по жилкам обильно волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям наверху с шипиками, ниже голые или с немногими волосками. Пыльники 1.35—1.9 мм дл.

Тип: *P. jenisseiensis* (Roshev.) Tzvel.

Виды: 25. *P. jenisseiensis* (Roshev.) Tzvel.

Цвелев (1973, 1976) предположительно относил этот вид к секции *Pseudocolpodium* по величине пыльников и крупным нижним цветковым чешуям с хорошо выраженными жилками, при этом отмечал, что по опушению, бо́льшему количеству цветков, наличию мельчайших ресничек по краю чешуй он близок к *P. angustata*. Изучение пыльцевых зерен этих видов показало несомненное сходство между *P. angustata*, *P. lenensis* и *P. jenisseiensis* и по форме и размерам пыльцевых зерен, и по строению поры и характеру скульптуры экзины. Но вид существенно отличается от остальных видов подсекции по величине пыльников, поэтому мы считаем необходимым выделить его в ряд *Jenisseienses*.

Subsect. 4. Vaginatae Ovczinnikova subsect. nov. — Plantae molles. Ligulae trilobae, lobo uno reliquis longiore, margine ciliatae, ad 1.5 mm longae. Paniculae subdivaricatae, ramulis scabridis. Glumae obtusiusculae, inferiores 1.4—1.8 mm longae, superiores 2.0—2.7 mm longae. Lemmata ovato-truncata. Grana pollinis biporata, globosa, amplissima, 16—18 mkm in diam. Exinii sculptura tesselata, tuberculis per 7—13 conglomerates, glomerulis se invicem arcte approximatis.

Typus: *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath.

Растения мягкие. Язычки трехлопастные, одна лопасть длиннее других, края реснитчатые, до 1.5 мм дл. Метелки слегка растопыренные со слабошероховатыми веточками. Колосковые чешуи туповатые, нижние 1.4—1.8 мм дл., верхние 2—2.7 мм дл. Нижние цветковые чешуи яйцевидно усеченные. Пыльцевые зерна двухпоровые, шаровидные, очень крупные, 16—18 мкм в диам. Экзина имеет мозаичную скульптуру, бугорки собраны в конгломераты по 7—13, которые плотно сближены друг с другом.

Тип: *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath.

Виды: 26. *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath. Вне Сибири: *P. coarctata* Fern. et Weath., *P. laurentiana* Fern. et Weath.

Литоральный вид *P. vaginata* с числом хромосом 2n=56 и по строению пыльцевых зерен показал заметное отличие от всех видов секции *Puccinellia*. Из обширного изученного материала по палинологии сибирских видов бескильниц только пыльцевые зерна *P. vaginata* имели две поры и мозаичную скульптуру экзины, поэтому мы считаем целесообразным отнести этот вид в отдельную подсекцию.

Sect. 5. Pumilae Ovczinnikova sect. nov. — Plantae caespitosae humiles. Paniculae ramulis levibus. Lemmata basi puberula, nervis valde prominentibus, apice denticulis ciliolíformibus destituta. Antherae 0.4—0.7 mm longae. Plantae obligatorie litorales, in zona accessus et in fissuris rupium obviae.

Typus: *P. pumila* (Vasey) Hitchc.

Низкие дерновинные растения. Веточки метелки гладкие. Нижние цветковые чешуи со слабым опушением в основании, с сильно выступающими жилками, на верхушке без ресничкоподобных зубчиков. Пыльники 0.4—0.7 мм дл. Облигатно литоральные растения, обитающие в полосе приливов и в расщелинах скал.

Тип: *P. pumila* (Vasey) Hitchc.

Виды: 27. *P. tenella* (Lange) Holmb. Вне Сибири: *P. pumila* (Vasey) Hitchc., *P. kurilensis* (Takeda) Honda, *P. langeana* (Berlin) Sørensen, *P. alascana* Scribn. et Merr., *P. paupercula* (Holmb.) Fern. et Weath., *P. hultenii* Swall., *P. svalbardensis* Rönning.

Sect. 6. *Pseudocolpodium* Tzvel., 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 85; Цвелев, 1976, цит. соч.: 511. — *Puccinellia* subgen. *Pseudocolpodium* (Tzvel.) W. E. Hughes, 1980, Fl. Europ. 5 : 169.

Мелкодерновинные растения. Веточки метелки гладкие. Нижние цветковые чешуи близ основания б. м. волосистые или голые, часто продольно складчатые и немного килеватые, на верхушке без ресничкоподобных зубчиков. Пыльники 1—2.5 мм дл. Растения каменистых и песчаных мест морского побережья.

Тип: *P. vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr.

Виды: 28. *P. beringensis* Tzvel., 29. *P. byrrangensis* Tzvel., 30. *P. gorodkovii* Tzvel. Вне Сибири: *P. wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel., *P. colpodioides* Tzvel., *P. vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr., *P. poacea* Sørensen, *P. andersonii* Swall.

Цвелев (1976) считает *P. gorodkovii* близкородственным с *P. angustata*. Однако и по строению колосков, и по величине пыльников, а также по признакам пыльцевых зерен *P. gorodkovii* показывает более значительное сходство с видами секции *Pseudocolpodium*.

Таким образом, 30 сибирских видов принадлежат, по нашему мнению, к 6 секциям, 6 подсекциям и 9 рядам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кречетович В. И. Бескильница — *Atropis* Rupr. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 460—494; 759—766. — *Пробатова Н. С.*, *Соколовская А. П.* К кариотаксономическому изучению злаков Горного Алтая // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 4. С. 509—520. — *Сергиенко Л. И.* Заметка о *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr., ***P.*** *tenella* (Lange) Holmb. (*Poaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 8—22. — *Соколовская А. П.*, *Пробатова Н. С.* Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. 1 // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 5. С. 667—678. — *Цвелев Н. Н.* Новые виды рода Бескильница (*Puccinellia* Parl.) из Центральной Азии // Ботан. материалы (Ленинград). 1955. Т. 17. С. 57—62. — *Цвелев Н. Н.* Род *Puccinellia* Parl. — Бескильница // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 2. С. 178—208. — *Цвелев Н. Н.* Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1968. Вып. 4. 247 с. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о злаках флоры СССР. 6 // Нов. сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 57—83. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о злаках флоры СССР. 7 // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 79—98. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Englmaier P. W.* Gliederung der *Puccinellia distans* — gruppe (*Poaceae*) in Österreich // Stapfia. 1982. N 10. S. 81—94. — *Kitagawa M.* Index florae Jeholensis // Rep. Forst Sci. Exped. Manch. sect. 4. 1936. Pt. 4. P. 64, 102. — *Kitagawa M.* Notulae Fractae of Floram Asiae Orientalis (6) // Journ. Japan. Botany. 1951. Vol. 26, N 1. C. 11—18.— *Löve A.*, *Löve D.* Some nomenclatural changes in European Flora // Opera Bot. (Lind.). 1961. Vol. 114, f. 1. P. 33—47. — *Ohwi J.* Symbolae ad floram Asiae Orientalis, 11 // Acta Phytotax. et Geobot. (Kyoto). 1935. Vol. 4, N 1. P. 30— 33. — *Polunin N.* Circumpolar arctic flora. Oxford: Clarendon Press, 1959. 514 p. — *Sørensen Th.* A revision of the Greenland species of *Puccinellia* Parl. København, 1953. 208 p. — *Swallan J. R.* The Alaskan species of *Puccinellia* // Journ. Wash. Acad. Sci. 1944. Vol. 34,N 1. P. 16—23.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 IV 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.669.2 (478)

Т. Д. Изверская

STERIS ATROPURPUREA (*CARYOPHYLLACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

T. D. IZVERSKAYA. *STERIS ATROPURPUREA* (*CARYOPHYLLACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Сообщается о новом для флоры СССР виде *Steris atropurpurea*, произрастающем в Молдавии.

Род *Steris* Adans. представлен во флоре СССР двумя видами — *S. alpina* (L.) Šourkovà и *S. viscaria* (L.) Rafin. (Иконников, 1984, 1987). В процессе критической обработки рода по материалам Гербария Ботанического сада АН МССР обнаружен новый вид флоры СССР *Steris atropurpurea* (Griseb.) Holub. Принимаемый ранее как подвид *Viscaria vulgaris* subsp. *atropurpurea* (Griseb.) Stoj. или *Lychnis viscaria* subsp. *atropurpurea* (Griseb.) Chater сейчас возведен в ранг самостоятельного вида (Иконников, 1987).

Steris atropurpurea (Griseb.) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 12, 4 : 429; Иконн. 1987, Новости сист. высш. раст. 24 : 80. — *Viscaria atropurpurea* Griseb. 1843, Spicil. Fl. Rum. Bithyn. 1 : 166; Prodan, 1953, Fl. RPR, 2 : 128. — *Lychnis atropurpurea* (Griseb.) Nym. 1855, Syll. Fl. Europ. : 229. — *Viscaria vulgaris* subsp. *atropurpurea* (Griseb.) Stoj. 1939, Год. Соф. Унив. физ.-мат. фак. 35, 3 : 325. — *Lychnis viscaria* subsp. *atropurpurea* (Griseb.) Chater, 1964, Feddes Repert. 69 : 45; id. 1964, Fl. Europ. 1 : 157, p. p.

Описан из Югославии, западной Македонии («in monte Nidge et Sardi in monte Kobelitza — GOET»).

Ареал. Ср. Евр. (Румыния), Южн. Евр. (Югославия, Албания, Болгария), Вост. Евр. (Молдавская ССР).

В Молдавии, где проходит восточная граница ареала, встречается на лесных полянах и под пологом разреженного древостоя свежих дубрав в центральной части — округе широколиственных лесов Кодр: Ниспоренский р-н, с. Поручены, 26 V 1981, Истратий; с. Мирешты, 7 VI 1974, Гейдеман; Страшенский р-н, с. Стежарены, 16 VI 1966, Гейдеман.

Растение голое. Стебель простой, прямостоячий, 45—60 см выс., в соцветии клейкий и здесь часто пурпуровый. Нижние стеблевые листья линейно-ланцетные, суженные в длинный черешок 8—14 см дл., 0.7—1.6 см шир., скученные в прикорневую розетку у основания стебля; средние стеблевые — сидячие, сросшиеся у основания во влагалище 2—3 мм дл. и здесь густо реснитчатые, на верхушке заостренные, 5—7 см дл., 0.5—0.6 см шир. Соцветие — узкая и длинная (до 25 см) кистевидная метелка. Цветки в мутовках по 3—5. Чашечка цилиндрическая или колокольчатая, пурпуровая, около 1 см дл., 0.5—0.6 см шир.; зубцы чашечки округлые, по краю с пленчатой оторочкой 0.5 мм шир. и здесь густо реснитчатые. Пластинка лепестков малиновая, цельная, обратнояйцевидная, 5—6 мм дл., 3—4.5 мм шир., у основания с двумя продолговатыми, около 1 мм дл., придатками. Коробочка яйцевидная, у верхушки слабо сужен-

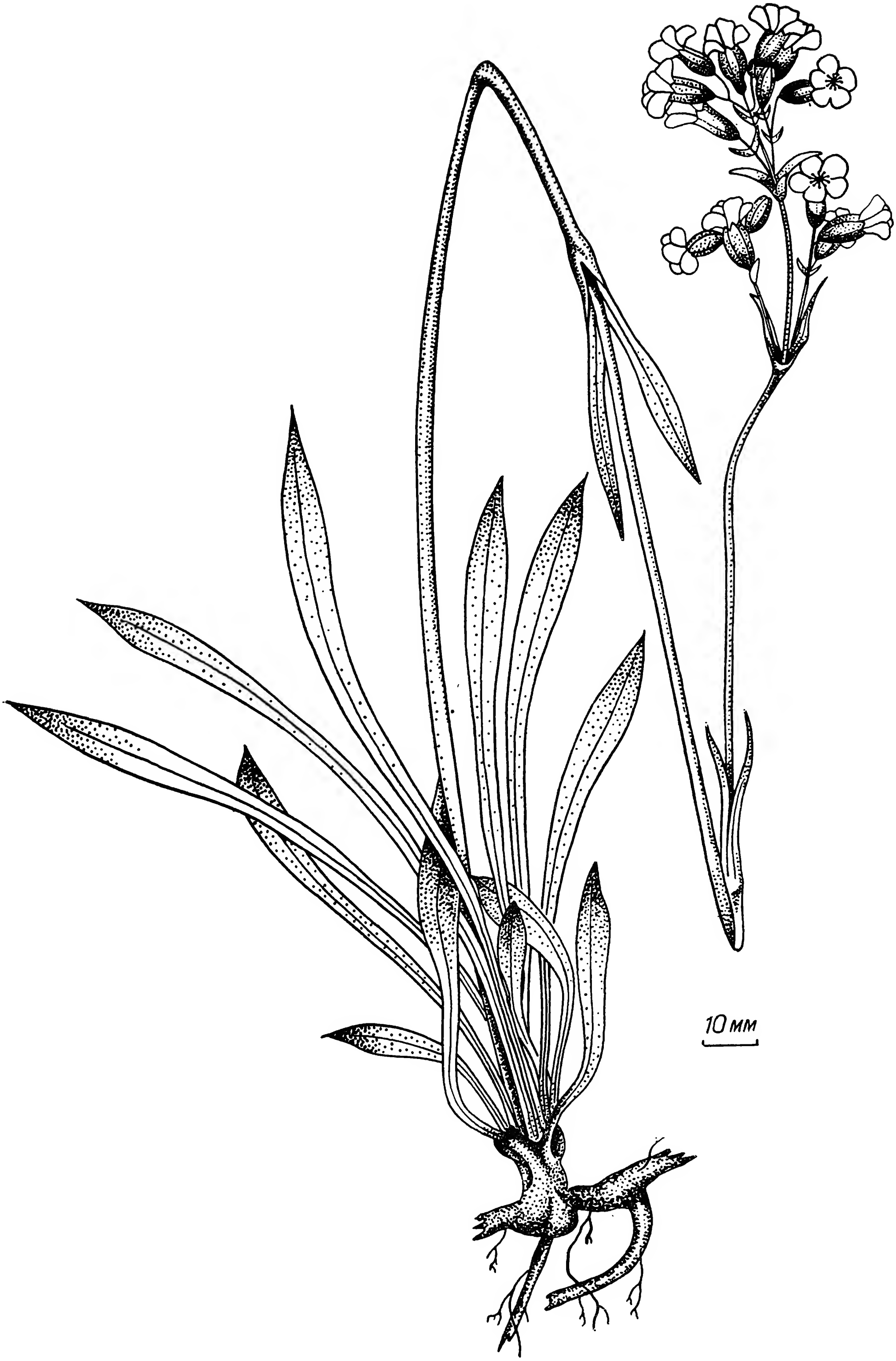


Рис. 1. Внешний вид *Steris atropurpurea*.

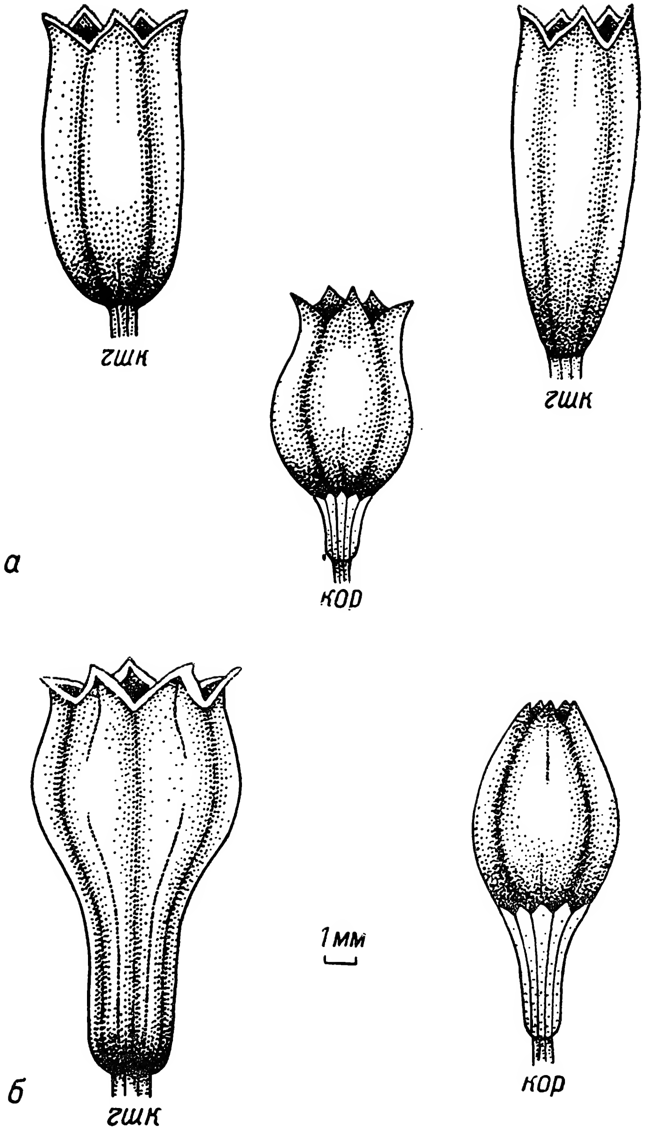


Рис. 2. Чашечка (*чшк*) и коробочка (кор) *Steris atropurpurea* (*а*) и *S. viscaria* (*б*).

ная, 7—10 мм длины, 4—7 мм шир. Карпофор 1.5—2 мм дл., голый. Семена 0.5 мм дл., почковидные, сжатые с боков, мелкобугорчатые (рис. 1).

Отличается от произрастающего в Молдавии *S. viscaria* цилиндрической или колокольчатой чашечкой и карпофором 1.5—2 мм дл., равным 1/4 длины чашечки (рис. 2), от *S. alpina* — малиновым венчиком, цельными отгибами лепестков, колокольчатой чашечкой и коробочкой 7—10 мм дл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Заметки о семействе *Caryophyllaceae*. 7 // Нов. сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 61—67. — *Иконников С. С.* Заметки о семействе *Caryophyllaceae*. 8 // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 25. С. 79—84. — *Prodan J. Caryophyllaceae* // Flora RPR. Bucuresti, 1953. Vol. 2. P. 27—295.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.087.1 : 582.232

В. Н. Котов, Н. Г. Терентьева

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ДВУХ СОВОКУПНОСТЕЙ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ НА ПРИМЕРЕ ПЛАНКТОННЫХ ВИДОВ РОДА *ANABAENA* (*CYANOPHYTA*)

V. N. KOTOV, N. G. TERENTYEVA. DISCRIMINATION OF TWO SETS OF BIOLOGICAL OBJECTS AS EXAMPLIFIED BY PLANKTONIC SPECIES OF THE GENUS *ANABAENA* (*CYANOPHYTA*)

Предлагается новый подход к решению задачи разграничения двух совокупностей биологических объектов. Под разграничением понимается установление оснований для того, чтобы считать эти совокупности различными. Таким основанием является наличие компактных групп особей в каждой из совокупностей, которые мы называем плеядами. Важную роль в этой статье играют метрики в пространстве значений признаков, характеризующих особи. Вопросы измерения биологических расстояний рассмотрены в книге В. Н. Котова (1985). Основным результатом статьи является оригинальный алгоритм автоматического выделения плеяд, который может использоваться также для решения задачи классификации биологических объектов. Предложенный здесь метод разграничения применим как в случае количественных, так и качественных признаков. Метод применяется для попарного разграничения нескольких совокупностей синезеленых водорослей. Статья ориентирована на биологов и математиков, работающих совместно в области теории классификации и систематики.

Введение

Специалисты, работающие в области систематики и эволюционного учения, часто сталкиваются с необходимостью принять решение по поводу того, считать ли две рассматриваемые совокупности биологических объектов неразличимыми с точки зрения конкретной цели более высокого уровня, которая стоит перед ними, или же отнести их к различным классам, биологический смысл которых определяется существом суперцели. Обычно для решения этой задачи, получившей название задачи разграничения (дискриминации) двух совокупностей биологических объектов, используют методы многомерной статистики, например вначале оценивают расстояние Махаланобиса между генеральными совокупностями, рассматривая каждую совокупность как случайную выборку, а затем используют критерий Хотеллинга для суждения о равенстве нулю или отличии от него истинного значения расстояния Махаланобиса (Weber, 1964; Рао, 1968; Constandse-Westermann, 1972; Sneath, Sokal, 1973; Урбах, 1975; Андреев, 1980; Кондратьева и др., 1984). Эта методика применима только при выполнении ряда условий, которые обычно игнорируются исследователями из-за отсутствия альтернативных методов. В первую очередь мы имеем в виду мультинормальность распределения значений измеряемых признаков, равенство ковариационных матриц и достаточно большой объем выборок, позволяющий получать хорошие оценки ковариаций. Каждое из этих условий является скорее исключением, нежели нормальной ситуацией, с которой биолог обычно имеет дело. Нарушение же любого из них может сделать обсуждаемую статистическую процедуру совершенно бессмысленной. Более того, расстояние Махаланобиса оказывается нечувствительным к незначительным отличиям между совокупностями. Эти и другие особенности статистического подхода к решению задачи разграничения двух совокупностей, обсуждение которых можно найти в книге Constandse-Westermann (1972), побудили нас к поиску иного метода решения этой задачи, свободного от указанных недостатков. В данной статье мы изложим свои исследования в этой области. Идейно наш подход к решению задачи дискриминации принципиально отличается от процедуры Махаланобиса уже тем, что является алгебраическим, а не статистическим. Суть его заключается в том, что вначале в пространстве значений признаков вводится метрика (способ измерения расстояний), в которой рассматриваемые совокупности оказываются наиболее удаленными друг от друга, а затем в каждой совокупности выделяется группа объектов (плеяда), обладающая тем свойством, что в пространстве признаков с введенной метрикой любые два объекта из одной группы расположены ближе друг к другу, чем любые два объекта из различных групп. Наличие достаточно многочисленных (по сравнению с объемами исходных совокупностей) плеяд мы рассматриваем как основание для разграничения совокупностей.

Введение понятия плеяды в процедуру разграничения совокупностей связано с нашим особым интересом к ситуациям, когда совокупности не только близки друг к другу в пространстве значений измеряемых признаков, но и перекрываются (трансгрессируют).

Таким образом, процедура разграничения двух совокупностей биологических объектов в нашей формулировке состоит из двух этапов: этапа конструирования подходящей метрики в пространстве значений признаков и этапа выделения плеяд. Ниже мы рассмотрим каждый этап в отдельности.

Основным параграфом статьи является параграф «Выделение плеяд», в котором излагается оригинальный алгоритм автоматического выделения плеяд в любой ситуации, с которой может столкнуться биолог. По нашему мнению, значение этого алгоритма выходит далеко за пределы задачи разграничения, в связи с которой он приводится в этой статье. Так, например, его (вернее, его легкую модификацию) можно применять для решения задачи классификации объектов по любому набору признаков, причем как количественных, так и качественных. Практическое применение описанного здесь метода разграничения совокупностей биологических объектов потребует выполнения чисто математической работы: построения адекватной метрики и автоматического выделения плеяд, что вряд ли возможно без участия математика. Поэтому при работе над статьей мы стремились, с одной стороны, заинтересовать биологов, а с другой — снабдить математиков, оказывающих им помощь, всей необходимой информацией. Заметим, что в статью не вошли вопросы, касающиеся конструирования адекватных метрик, поскольку они подробно рассмотрены в книге Котова (1985).

Термин «плеяда» позаимствован частично у П. В. Терентьева (1959), который ввел в таксономический анализ «корреляционные плеяды». Однако плеяды в нашей интерпретации не идентичны корреляционным плеядам Терентьева. Термин «разграничение» мы используем в смысле установления различий, а не границ. Поэтому слова «различные» и «разграничивающиеся» применительно к совокупностям употребляются в этой статье как синонимы.

В процессе работы функции между соавторами распределились следующим образом: В. Н. Котов — автор метода, Н. Г. Терентьева — программист на ЭВМ СМ-4. Постановщик задачи и консультант по биологическим вопросам — Н. В. Кондратьева.

Совокупности биологических объектов как множества в пространстве значений признаков

Измеряя у биологического объекта k фиксированных заранее признаков, мы тем самым ставим в соответствие этому объекту некоторую (вполне определенную) точку в k-мерном числовом пространстве значений признаков U. Поэтому в дальнейшем, говоря о двух совокупностях биологических объектов S и T или о некотором конкретном объекте, мы будем иметь в виду соответствующие этим совокупностям конечные множества S и T из k-мерного числового пространства U или некоторую точку в этом пространстве.

Метрики в пространстве U. Введение метрики в пространство U является естественным приемом квантификации (численного выражения) свойства схожести объектов: чем ближе друг к другу объекты в данной метрике, тем они более сходны, и наоборот. Если мы исходим из гипотезы, что между совокупностями S и T нет различия и для подтверждения этой гипотезы опираемся на метрические свойства пространства U, то правила логического вывода обязывают нас продемонстрировать сходство совокупностей S и T в наименее «благоприятных» условиях измерения расстояния между биологическими объектами, т. е. в метрике, в которой эти совокупности максимально несходны. Если они окажутся неразличимыми в метрике с максимальной разрешающей способностью, то это останется справедливым, бесспорно, и в метриках, менее чувствительных к различиям между S и T. Если же мы хотим средствами расстояния в пространстве U обосновать гипотетическое пока что утверждение о существовании различия между совокупностями S и T, то нам достаточно привести пример какой-либо метрики, разграничивающей S и T. И в этом случае снова естественно обратиться к метрикам, наилучшим образом улавливающим различия между S и T. Итак, обе цели — обоснование сходства или различия между совокупностями S и T — требуют введения в пространстве U такой метрики, которая в определенном смысле наилучшим образом разграничивает эти совокупности. Смысл выражения «наилучшим образом» раскрывается содержанием понятия разграничения. Вполне хорошим критерием дискриминантной способности метрики ρ, отражающим нашу трактовку понятия разграничения, является величина $KNEQ$ (обозначение из наших программ), равная числу четверок точек (u, v, s, t), для которых выполняется неравенство $\rho(u, v) < \rho(s, t)$; при этом u и v принадлежат одной, а s и t — разным совокупностям, порядок следования элементов в парах u, v и s, t не учитывается.

Обсудим кратко способы построения расстояний в пространстве U. Множество метрик, которые могут быть введены в пространство U, определяется типами шкал, по которым измерены k признаков, характеризующих объекты из совокупностей S и T. Согласно современной теории измерений, важнейшее условие, которому должна удовлетворять любая метрика в U, — ее адекватность относительно допустимых преобразований пространства U (Пфанцагль, 1976; Котов, 1985; Робертс, 1986). Способы построения адекватных метрик в различных шкалах подробно описаны в специальной литературе (Котов, 1985), и здесь мы не будем касаться этого вопроса. Заметим лишь, что при любой комбинации шкал теория измерений позволяет сконструировать не одно расстояние в пространстве U, а несколько классов расстояний. При этом каждый класс состоит из расстояний, определенных с точностью до некоторого числа параметров, численные значения которых отражают дискриминантную ценность признаков, характеризующих объекты из S и T.

Таким образом, для разграничения совокупностей S и T нужно предварительно: 1) сконструировать классы адекватных метрик, определенных с точностью до некоторых параметров; 2) среди этих метрик выбрать ту, которая позволяет наилучшим образом разграничить совокупности S и T.

Конструирование подходящей метрики — ответственный и наиболее машиноемкий этап в решении задачи разграничения двух совокупностей биологических объектов, требующий привлечения быстродействующих ЭВМ. Решение задачи разграничения сильно упрощается в вычислительном плане, если численные значения параметров задать из априорных соображений о дискриминантной ценности признаков.

Ниже мы подробно поясним на конкретных примерах, как конструируются метрики в пространстве U в реальных ситуациях.

Разграничение совокупностей и плеяды. Основная трудность разграничения двух совокупностей математическими средствами состоит по существу в осмыслении и формализации самого понятия разграничения, особенно в случае трансгрессирующих совокупностей. Если бы не объективная реальность, получившая название принципа неопределенности таксона (Заренков, 1976), то мы могли бы остановиться на простом и естественном, с нашей точки зрения, определении: две совокупности S и T считаются различными, если в некоторой метрике все внутрисовокупные расстояния меньше всех межсовокупных. Такое определение гарантирует сходство объектов внутри каждой совокупности и различие между представителями разных совокупностей. И такие ситуации «идеального» разграничения действительно встречаются на практике, что мы увидим в примере 1. Однако основной практический интерес вызывают не они, а те ситуации, когда следует допускать возможность существования промежуточных и даже общих форм, а также атипичных, случайных и измеренных с большой ошибкой объектов (пример 2). В этом случае мы должны как-то ослабить понятие различия. Наше предложение состоит в том, чтобы в этом случае считать две совокупности S и T различными, если в некоторой метрике в них можно выделить достаточно представительные по численности группы (скученности) S^* и T^*, различные в смысле предыдущего определения. Эти скученности мы называем плеядами. Более точно, группы объектов S^* из совокупности S и T^* из совокупности T из метрического пространства значений признаков U называются плеядами, если все внутригрупповые расстояния меньше всех межгрупповых расстояний. Пользуясь общепринятой терминологией, согласно которой максимальное расстояние между элементами множества называется диаметром этого множества, а минимальное расстояние между элементами двух множеств — расстоянием между этими множествами, плеяды в смысле предыдущего определения можно охарактеризовать следующим свойством:

расстояние между плеядой S^* из совокупности S и плеядой T^* из совокупности T больше диаметра каждой из этих плеяд. (*)

Таким образом, плеяды представляют собой «сгустки» точек в множествах S и T, расстояние между которыми в пространстве U велико по сравнению с их диаметрами.

Опираясь на понятие плеяды, мы предлагаем считать две совокупности объектов S и T из метрического пространства U различными, если в каждой из них можно выделить хотя бы по одной достаточно представительной плеяде S^* и T^* соответственно.

Выделение плеяд. После завершения первого этапа в нашем распоряжении имеется метрика, доставляющая максимум величине $KNEQ$, и наступает черед второго этапа — собственно разграничения совокупностей S и T на основании выделения плеяд S^* и T^*. Если совокупности S и T малы, т. е. содержат, скажем, примерно по 10 объектов, то плеяды можно выделить «на глаз», анализируя матрицу попарных расстояний между объектами двух совокупностей. С такой ситуацией мы столкнемся в примере 2. В общем случае, когда совокупности содержат большое количество объектов, визуальный анализ матрицы попарных расстояний становится затруднительным или невозможным и задача выделения плеяд превращается в серьезную теоретическую проблему. Мы опишем сейчас довольно простой (эвристический по своему характеру) алгоритм, позволяющий выделять плеяды в любой ситуации.

Сначала ограничимся какой-либо одной совокупностью и выпишем для нее матрицу попарных расстояний $D=\|d_{ij}\|$. Затем строим матрицу сходства $R=\|r_{ij}\|$, где $r_{ij}=1/d_{ij}$, $i\neq j$, $r_{ii}=0$. Нормируем элементы этой матрицы так, чтобы сумма элементов в каждой строке равнялась единице. Для этого делим каждый элемент r_{ij} на сумму всех элементов i-той строки матрицы R. В результате получаем матрицу $P=\|p_{ij}\|$ с положительными элементами, в которой сумма элементов каждой строки равна единице. Такие матрицы называются стохастическими. Известно, что любую стохастическую матрицу можно рассматривать как матрицу вероятностей перехода некоторой цепи Маркова (Феллер, 1984). Мы используем матрицу P для организации следующего случайного блуждания некоторого воображаемого маркера по объектам рассматриваемой совокупности: если на каком-то шаге маркер находится на i-том объекте, то на следующем шаге с вероятностью p_{ij} он будет находиться на j-том объекте. Обратим внимание, что в силу процедуры построения матрицы P маркер с наибольшей вероятностью перемещается с данного объекта на ближайший, а на более отдаленные объекты — с меньшими вероятностями, причем чем дальше объект, тем меньше вероятность перемещения на него маркера. Обозначим вероятность перехода маркера с i-того объекта на j-тый за n шагов через $p_{ij}^{(n)}$. Числа $p_{ij}^{(n)}$ являются элементами n-ной степени матрицы P, точнее $P^n=\|p_{ij}^{(n)}\|$. Известно, что с ростом n (числа шагов) величина $p_{ij}^{(n)}$ стремится к пределу u_j, не зависящему от i (Феллер, 1984). Число u_j можно интерпретировать как вероятность пребывания маркера на j-том объекте совокупности в процессе его бесконечного блуждания по объектам этой совокупности. Вероятности $u_1, u_2, u_3, \ldots$, называемые стационарными, позволяют нам наглядно представить себе структуру рассматриваемой совокупности: объектам, скучившимся в группу, соответствуют большие вероятности в этом ряду, а одиноким объектам, далеко отстоящим от этой группы, — малые. Этим фактом мы и воспользуемся для выделения плеяд.

Оговорим особо, как вычисляются стационарные вероятности u_j. Если вычислять все более высокие степени матрицы P, то с какого-то момента в матрице P^n все строки окажутся равными друг другу (если их сравнивать с определенной точностью), причем в каждой строке будут стоять именно стационарные вероятности $u_1, u_2, u_3, \ldots$.

Аналогично вычисляем стационарные вероятности $v_1, v_2, v_3, \ldots$, соответствующие второй совокупности. Затем вероятности $u_1, u_2, u_3, \ldots$ и $v_1, v_2, v_3, \ldots$ объединяем следующим образом в одну обобщенную последовательность. Если совокупности S и T содержат одинаковое число объектов, то обобщенная последовательность имеет вид $\frac{1}{2}u_1, \frac{1}{2}u_2, \frac{1}{2}u_3, \ldots, \frac{1}{2}v_1, \frac{1}{2}v_2, \frac{1}{2}v_3, \ldots$. Если же совокупность S содержит N_1 объектов, а T — N_2 объектов, то при объединении стационарных вероятностей в обобщенную последовательность вероятности u_j, соответствующие, скажем, совокупности S, умножаются на $\frac{N_1}{N_1+N_2}$, а вероятности v_j — на $\frac{N_2}{N_1+N_2}$.

После этого члены обобщенной последовательности упорядочиваются по величине в порядке убывания, в результате чего получается последовательность $t_1, t_2, \ldots, t_{N_1+N_2}$. Теперь поочередно вычеркиваем из этой последовательности начиная с конца элемент за элементом и одновременно с этим убираем соответствующий объект из совокупности S или T до тех пор, пока образующиеся в результате этой процедуры совокупности S^* и T^* не будут удовлетворять условию (*). Если условие (*) выполнено, то S^* и T^* и есть искомые плеяды.

Ниже, в примере 3, мы поясним работу этого алгоритма на конкретном числовом материале.

После выделения плеяд остается ответить на основной вопрос: какую из двух гипотез подтверждают наши исследования — гипотезу о наличии различий между совокупностями S и T или же гипотезу об отсутствии таковых. При решении этого вопроса мы пользовались таким критерием: если каждая из плеяд составляет не менее 60 % от объема соответствующей совокупности, то совокупности разграничиваются хорошо, если же хотя бы одна из плеяд составляет менее 30 % от объема соответствующей совокупности, то принимается гипотеза об отсутствии различий между совокупностями, в остальных случаях совокупности считаются слабо разделимыми. Эти границы являются, конечно, условными. На самом же деле вопрос о наличии или отсутствии различий между совокупностями должен решаться исследователем в каждом конкретном случае с учетом природы биологических объектов стоящей перед ним цели и результатов биологического анализа плеяд. Мы стоим на позициях, согласно которым задача дискриминации совокупностей в принципе не может быть решена исключительно математическими средствами без какого-либо участия исследователя. Мы считаем, что при решении этой задачи математика выполняет вспомогательную функцию и не умаляет роли научной интуиции, опыта, знаний и творческого потенциала исследователя.

Перейдем к рассмотрению конкретных примеров использования изложенной методики для разграничения совокупностей особей рода *Anabaena* Bory.

Пример 1. Применим описанную методику для разграничения двух разновидовых совокупностей особей — совокупности I, состоящей из 8 особей вида *Anabaena lemmermannii* P. Richt., отобранных в 15 ч, и совокупности II, состоящей из 10 особей вида *A. flos-aquae* Breb., отобранных в 7 ч. Каждая особь характеризовалась тремя признаками: длиной, шириной и индексом формы (отношение длины к ширине) вегетативных клеток. Значения признаков приведены в табл. 1. Длина и ширина, как известно, измеряются в шкале отношений, а индекс формы — в абсолютной шкале (Котов, 1985). В соответствии с общей теорией измерения расстояний в различных шкалах (Котов, 1985) в данном случае допустимым является следующий класс адекватных метрик:

$$\rho(x,\ y)=\alpha\left|\ln\frac{x^1}{x^2}\right|+\beta\left|\ln\frac{y^1}{y^2}\right|+\gamma\left|\ln\frac{z^1}{z^2}\right|, \qquad (1)$$

где x^1, x^2 — длины, y^1, y^2 — ширины и z^1, z^2 — индексы формы вегетативных клеток особей x и y, а α, β, γ — параметры, отражающие дискриминантную ценность соответствующих признаков. Метрика (1) представляет собой некую смесь манхэттенской метрики и одномерной проективной метрики (Sneath, Sokal, 1973; Котов, 1985). Обычная евклидова метрика в этом случае не адекватна и потому не применима.

На первом этапе решения задачи разграничения совокупностей I и II мы должны найти числовые значения параметров, максимизирующие *KNEQ*. Эти значения довольно просто получить, если воспользоваться методом Монте-Карло. На каждом шаге с помощью генератора случайных чисел, распределенных равномерно на отрезке (0.1), генерируются три числа, определяющие значения параметров α, β и γ, и вычисляется *KNEQ*. Эта процедура продолжается до тех пор, пока *KNEQ* не перестанет расти. Мы получили следующие результаты: $\alpha=1.8$, $\beta=0$, $\gamma=1$, $KNEQ=5840$.

ТАБЛИЦА 1

Значения морфологических признаков вегетативных клеток исследованных совокупностей рода *Anabaena*

Номер особи	Совокупность I *A. lemmermannii* (15 ч)			Совокупность II *A. flos-aquae* (7 ч)			Совокупность III *A. lemmermannii* (23 ч)			Совокупность IV *A. lemmermannii* (3 ч)		
	длина, мкм	ширина, мкм	индекс формы	длина, мкм	ширина, мкм	индекс формы	длина, мкм	ширина, мкм	индекс формы	длина, мкм	ширина, мкм	индекс формы
1	6.75	5.53	1.22	5.67	5.67	1.00	6.84	5.81	1.18	6.26	5.13	1.22
2	7.29	5.81	1.25	5.89	6.30	0.93	7.20	5.67	1.27	7.29	5.67	1.29
3	6.48	5.40	1.20	5.49	6.21	0.88	4.86	5.53	0.88	6.70	4.86	1.38
4	6.41	5.53	1.16	5.67	6.12	0.93	7.56	6.07	1.24	5.40	5.04	1.07
5	6.48	5.81	1.11	5.40	5.85	0.92	7.20	5.40	1.33	6.80	5.13	1.32
6	6.96	5.67	1.23	5.49	5.58	0.98	7.74	5.81	1.33	6.37	5.49	1.16
7	6.48	5.67	1.14	5.40	5.40	1.00	6.03	5.67	1.06	5.40	5.40	1.00
8	6.48	5.53	1.17	5.29	5.67	0.93	6.16	4.86	1.27	6.93	5.49	1.29
9	—	—	—	5.31	5.58	0.95	7.29	5.81	1.25	—	—	—
10	—	—	—	5.56	5.85	0.95	7.18	5.53	1.30	—	—	—

Здесь мы вынуждены прервать изложение и сделать несколько замечаний. Во-первых, в этом примере и дальше мы пользовались правом умножать ρ на любое положительное число. Множитель мы выбирали таким образом, чтобы параметр при индексе формы равнялся 1 (это связано с некоторыми соображениями, не имеющими отношения к данной статье). Поэтому параметр α оказался больше единицы, хотя первоначальные значения параметров генерировались на интервале (0.1). Во-вторых, в этом примере, как и во всех последующих, параметр β оказался равным нулю, т. е. ЭВМ отрицает какую-либо дискриминантную ценность ширины. И, наконец, в-третьих, если одна совокупность содержит N_1 особей, а вторая — N_2 особей, то максимальное значение $KNEQ$, как легко видеть, равно $\frac{1}{2}N_1N_2(N_1^2+N_2^2-N_1-N_2)$, поэтому при $N_1=8$ и $N_2=10$ $KNEQ_{\max}=5840$. Таким образом, метрика

$$\rho(x,\ y)=1.8\left|\ln\frac{x^1}{x^2}\right|+\left|\ln\frac{z^1}{z^2}\right| \qquad (2)$$

позволяет полностью разграничить совокупности I и II. В табл. 2 (вверху) приведена треугольная матрица попарных расстояний между особями совокупностей I и II, вычисленных по формуле (2). Как видно из этой матрицы, в большинстве своем межвидовые расстояния значительно превосходят внутривидовые: диаметр совокупности I в метрике (2) равен 3.3, а совокупности II — 2.2, в то время как расстояние между ними равно 3.5. Мы рассмотрели встретившийся в нашей практической работе пример идеального разграничения, когда каждая совокупность удовлетворяет условию (*). Обратимся теперь к случаю двух одновидовых совокупностей, отобранных в различное время суток, когда мы, по-видимому, не можем рассчитывать на подобный успех в силу априорно более слабых морфофизиологических отличий между ними.

Пример 2. Попытаемся сравнить совокупность I *A. lemmermannii* из предыдущего примера с совокупностью III особей того же вида, отобранных в 23 ч (табл. 1). Весьма примечательно, что с помощью ЭВМ из класса адекватных метрик (1) методом Монте-Карло снова была выбрана метрика (2). Треугольная матрица попарных расстояний в этой метрике приведена в табл. 3 (вверху). Как видим, в прямоугольной подматрице, где стоят межсовокупные расстояния, довольно часто встречаются числа, меньшие по величине некоторых, иногда сравнительно больших, чисел из треугольных подматриц, содержащих внутрисовокупные расстояния, так как метрика (2) обеспечивает значение $KNEQ=$

ТАБЛИЦА 2

Треугольная матрица попарных расстояний между особями совокупностей I и II (вверху)
Треугольная матрица попарных расстояний между особями совокупностей III и IV (внизу)

			2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
			1.6	0.9	1.4	1.6	0.6	1.4	1.1	5.2	5.2	7.0	5.9	6.9	6.0	6.1	7.2	6.9	6.0	1
2	3.3			2.5	3.0	3.3	0.9	3.0	2.7	6.8	6.8	8.7	7.5	8.5	7.6	7.7	8.8	8.5	7.7	2
3	2.4	2.1			0.5	0.7	1.5	0.5	0.2	4.3	4.3	6.1	5.0	6.0	5.1	5.2	6.3	6.0	5.1	3
4	3.9	7.2	6.4			0.6	2.0	0.3	0.2	3.7	3.8	5.6	4.5	5.5	4.5	4.6	5.7	5.4	4.6	4
5	2.2	1.4	0.7	6.2			2.3	0.2	0.5	3.5	3.5	5.4	4 2	5.2	4.3	4.4	5.5	5.2	4.4	5
6	0.8	3.4	2.6	3.7	2.4			2.0	1.7	5.8	5.9	7.7	6.5	7.5	6.6	6.7	7.8	7.5	6.7	6
7	4.6	7.9	7.1	0.6	6.9	4.4			0.2	3.8	3.8	5.6	4.5	5.5	4.5	4.6	5.7	5.5	4.6	7
8	2.1	1.1	1.5	6.1	0.8	2.3	6.8			4.0	4.1	5.9	4.7	5.7	4.8	4.9	6.0	5.7	4.9	8
1	2.0	2.1	2.0	5.3	1.3	1.5	6.0	0.9			1.4	1.8	0 7	1.7	0.7	0.8	1.9	1.6	0.8	1
2	3.0	0.4	2.2	6.9	1.5	3.2	7.6	0.8	1.6			1.8	0.6	1.6	1.7	2.2	1.9	2.0	1.2	2
3	7.9	11.2	10.3	3.9	10.2	7.7	3.2	10.0	9.0	10.7			1.1	0.7	1.0	1.5	1.2	1.3	0.9	3
4	3.6	1.1	3.3	7.6	2.6	3.8	8.3	1.8	2.2	1.1	11.3			0.9	1.1	1.6	1.2	1.3	0.5	4
5	3.4	0.6	1.7	7.4	1.2	3.6	8.1	1.3	2.1	0.4	11.2	1.5			0.9	0.8	0.4	0 6	0.8	5
6	4.7	1.4	3.0	8.7	2.5	4.9	9.4	2.6	3.4	1.7	12.5	1.1	1.3			0.5	1.1	0.9	0.5	6
7	2.1	5.4	4.6	2.1	4.4	1.9	2.6	4.3	3.3	4.9	5.7	5.6	5.4	6.7			1.0	0.8	1.0	7
8	0.7	3.2	2.4	4.1	2.2	1.6	4.8	2.2	2.6	2.8	7.9	3.9	3.2	4.5	2.1			0.2	1.1	8
9	3.0	0.4	2.6	7.0	1.8	3.2	7.7	1.0	1.7	0.3	10.8	0.7	0.8	1.6	5.0	3.1			0.8	9
10	3.2	0.4	1.9	7.1	1.2	3.3	7.8	1.0	1.8	0.2	10.9	1.4	0.2	1.5	5.1	2.9	0.6			
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9			

ТАБЛИЦА 3

Треугольная матрица попарных расстояний между особями совокупностей I и III (вверху)
Треугольная матрица попарных расстояний между особями плеяд I* и III* (внизу)

2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1.6	0.9	1.4	1.6	0.6	1.4	1.1	0.6	1.6	9.2	2.3	2.1	3.4	3.5	2.1	1.7	1.8	1
	2.5	3.0	3.3	0.9	3.0	2.7	1.8	0.4	10.9	0.8	0.9	1.7	5.1	3.2	0.0	0.7	2
		0.5	0.7	1.5	0.5	0.2	1.2	2.5	8.3	3.2	3.0	4.3	2.6	1.5	2.6	2.7	3
			0.6	2.0	0.3	0.2	1.4	3.0	7.8	3.7	3.5	4.8	2.1	1.7	3.1	3.2	4
				2.3	0.2	0.5	1.6	3.3	7.6	3.9	3.8	5.1	1.8	2.3	3.4	3.5	5
					2.0	1.7	0.8	1.0	9.9	1.6	1.4	2.7	4.1	2.6	1.0	1.2	6
						0.2	1.4	3.0	7.8	3.7	3.5	4.8	2.1	2.0	3.1	3.2	7
4	0.5						1.1	2.8	8.1	3.4	3.2	4.5	2.3	1.8	2.8	3.0	8
5	0.7	0.6						1.6	9.0	2.2	2.1	3.4	3.3	2.6	1.7	1.8	1
7	0.5	0.3	0.2						10.7	1.1	0.4	1.7	4.9	2.8	0.3	0.2	2
8	0.2	0.2	0.5	0.2						11.3	11.2	12.5	5.7	7.9	10.8	10.9	3
2	2.5	3.1	3.3	3.0	2.8						1.5	1.1	5.6	3.9	0.7	1.4	4
4	3.2	3.7	3.9	3.7	3.4	1.1						1.3	5.4	3.2	0.8	0.2	5
5	3.0	3.5	3.8	3.5	3.2	0.4	1.5						6.7	4.5	1.6	1.5	6
6	4.3	4.8	5.1	4.8	4.5	1.7	1.1	1.3						2.1	5.0	5.1	7
9	2.6	3.1	3.4	3.1	2.8	0.3	0.7	0.8	1.7						3.1	2.9	8
10	2.7	3.2	3.5	3.2	3.0	0.2	1.4	0.2	1.5	0.6						0.6	9
	3	4	5	7	8	2	4	5	6	9							

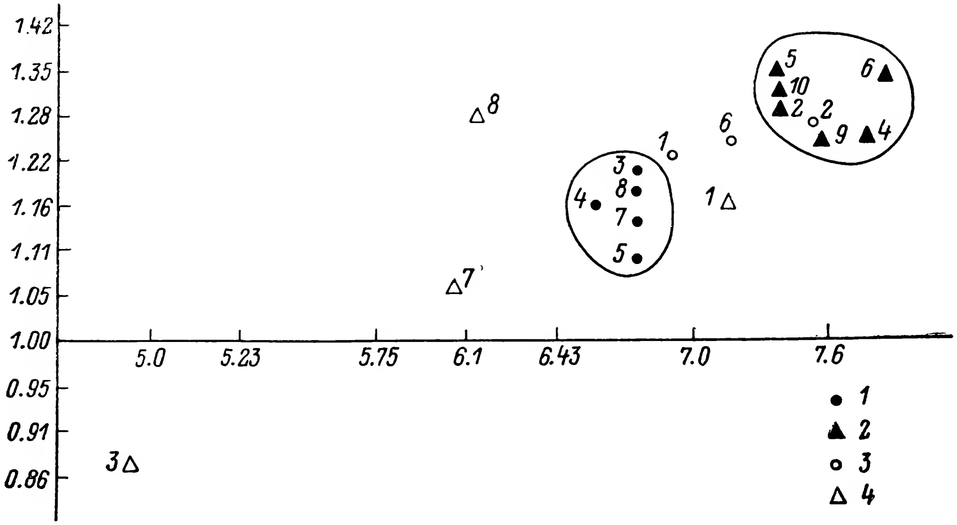


Рис. 1. Графическое изображение особей из совокупностей I и III.

1 — особи из совокупности I, вошедшие в плеяду I*; *2* — особи из совокупности III, вошедшие в плеяду III*; *3* — особи из совокупности I, не вошедшие в плеяду I*; *4* — особи из совокупности III, не вошедшие в плеяду III*. По оси абсцисс — длина вегетативных клеток, мкм. По оси ординат — индекс формы.

=3418, что значительно меньше максимально возможного значения $KNEQ_{\max}=$ $=5840$. Следовательно, абсолютно полное разграничение, которое мы наблюдали в предыдущем примере, здесь исключается. Если внимательно проанализировать матрицу расстояний (табл. 3), то можно «на глаз» выделить две плеяды, удовлетворяющие условию (*). В плеяду I*, содержащуюся в совокупности I, входят особи под номерами 3, 4, 5, 7 и 8, а в плеяду III*, содержащуюся в совокупности III, — особи 2, 4, 5, 6, 9 и 10. В табл. 3 приведена также треугольная матрица попарных расстояний между особями из плеяд I* и III* (внизу). Из этой матрицы видно, что диаметр плеяды I* равен 0.7, а плеяды III* — 1.7, а расстояние между ними равно 2.5. На рис. 1 сравниваемые совокупности I и III представлены графически в логарифмической системе координат, соответствующей виду метрики (2). В плеяду I* входят 62.5 % особей совокупности I, а в плеяду III* — 60 % особей совокупности III, обе плеяды довольно компактны и достаточно разнесены в пространстве значений признаков с метрикой (2). Поэтому на наш взгляд результаты сопоставления совокупностей I и III следует истолковывать как свидетельства наличия ярко выраженных отличий между ними. Плеяды, состоящие из типичных представителей своих совокупностей, «сосуществуют» с общими (особь 2 из совокупности I и особь 9 из совокупности III), промежуточными (особи 1 и 6 из совокупности I и особь 1 из совокупности III) и атипичными (особи 3, 7 и 8 из совокупности III) формами[1] (рис. 1). По нашему мнению, в этом примере довольно полно отражаются существо и идейно-методологические трудности решения задачи разграничения двух совокупностей.

Пример 3. На материале предыдущего примера покажем, как можно выделить плеяды из совокупностей I и III не визуально, а автоматически,

---

[1] Столь широкий размах варьирования признаков особей из совокупности III (33 % атипичных особей) объясняется, по нашему мнению, тем, что вечернее время занимает промежуточное положение между двумя резко отличающимися временами суток — днем и ночью. Как следует из примера 4, большинство водорослей в 23 ч находится в состоянии покоя, характерного для ночного времени, однако часть пребывает все еще в переходном состоянии,

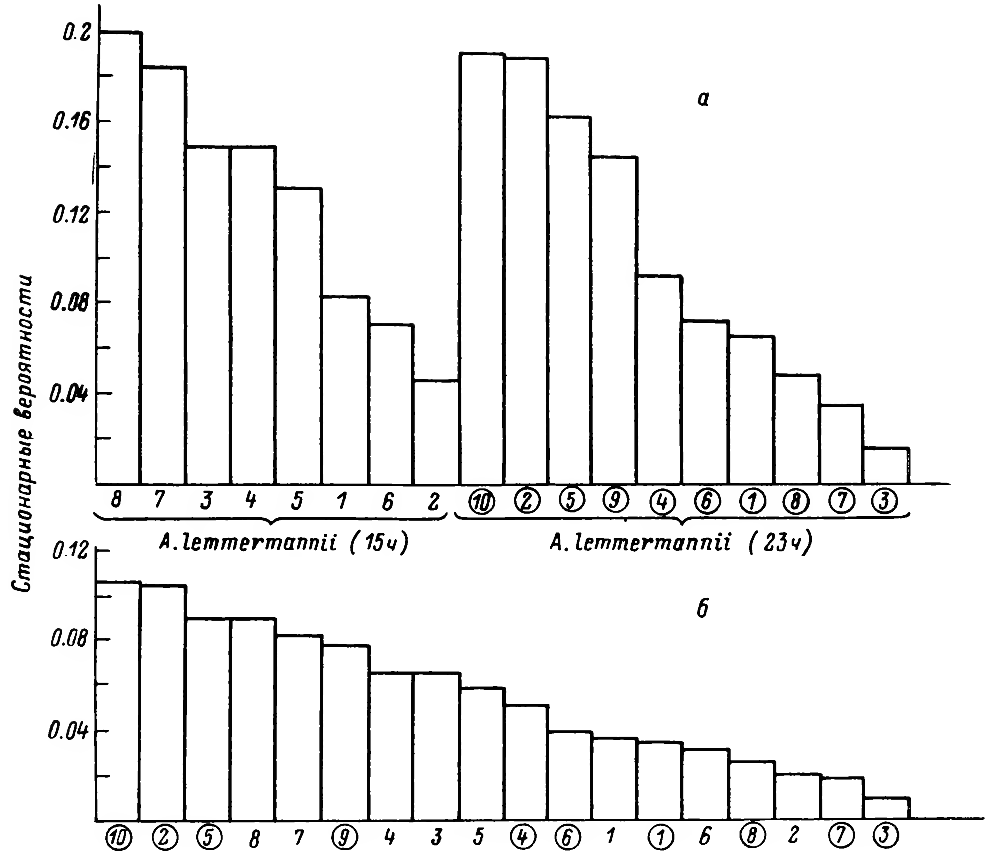


Рис. 2. Графическое изображение стационарных вероятностей, упорядоченных в порядке убывания.

а — для особей из совокупностей I и III, *б* — для обобщенной последовательности. Кружком обведены номера особей из совокупности III. По оси абсцисс — номера особей.

пользуясь описанным выше алгоритмом. Для этого вначале выписываем матрицу попарных расстояний D для совокупности I. Она приведена в треугольном виде в табл. 3 в левом углу верхней матрицы. Теперь находим матрицу сходства R и стохастическую матрицу вероятностей переходов P. Вычисляя все более высокие степени матрицы P до тех пор, пока норма разности между текущей степенью этой матрицы и предыдущей не станет меньше некоторого малого наперед заданного положительного числа, например 10^{-2}, получаем матрицу, в каждой строке которой стоят одни и те же стационарные вероятности u_j, $j=\overline{1,\ 8}$. Аналогично вычисляем стационарные вероятности v_j, $j=\overline{1,\ 10}$, соответствующие особям совокупности III. Стационарные вероятности, упорядоченные в порядке убывания, изображены графически на рис. 2, *а*. Сравнивая этот рисунок с рис. 1, убеждаемся, насколько эффективно стационарные вероятности отражают взаимное расположение и группировку особей в совокупностях. Роль стационарных вероятностей становится особенно ощутимой в том случае, когда признаков и особей много. Из-за громоздкости таких примеров мы не можем привести их в этой работе.

Для того чтобы построить обобщенную последовательность, нужно умножить вероятности u_j, $j=\overline{1,\ 8}$, на $\frac{4}{9}(N_1=8,\ N_2=10)$, а вероятности v_j, $j=$

$=\overline{1,\ 10}$, — на $\frac{5}{9}$. Упорядочивая члены обобщенной последовательности в порядке убывания, получаем последовательность $t_1, t_2, \ldots, t_{18}$. Эта последовательность изображена графически на рис. 2, *б*. Для выделения плеяд вначале вычеркиваем член $t_{18}=0.009$ из этой последовательности и одновременно убираем особь 3 из совокупности III, которой соответствует этот член. А затем проверяем, удовлетворяют ли новые совокупности условию (*). Проверка показывает, что условие (*) не выполняется. Вычеркиваем член $t_{17}=0.019$ и убираем особь 7 из совокупности III. Условие (*) снова не выполняется. Вычеркиваем следующий член последовательности и убираем соответствующую особь из одной из совокупностей. Этот процесс продолжаем до тех пор, пока не будет выполнено условие (*). В нашем примере это условие оказывается выполненным первый раз после вычеркивания седьмого (считая с конца) члена $t_{12}=0.036$ и изъятия соответственно особи 1 из совокупности I. Оставшиеся особи образуют две плеяды. Как видим, в плеяду I* вошли особи 3, 4, 5, 7 и 8 из совокупности I, а в плеяду II* — особи 2, 4, 5, 6, 9 и 10 из совокупности III. Таким образом, в результате применения алгоритма автоматического выделения плеяд, основанного на организованном специальным образом случайном блуждании, мы получили те же плеяды, что были выделены ранее визуально.

Пример 4. В заключение сравним совокупность III из примера *2* с совокупностью IV десяти особей того же вида, отобранных в 3 ч (табл. 1). Наибольшее значение $KNEQ=2277$ (против $KNEQ_{\max}=5840$) достигается снова в метрике (2). Треугольная матрица попарных расстояний приведена в табл. 2 (внизу). Эвристический алгоритм группирует особи 2, 5, 9 и 10 из совокупности III и выделяет две особи 5 и 8 из совокупности IV. Ясно, что такие «бедные» группы нельзя выдвигать в качестве основания для разграничения этих совокупностей. Поэтому мы должны принять гипотезу об отсутствии отличий между совокупностями III и IV.

Обсуждение

Абсолютное разграничение разновидовых совокупностей, которое мы наблюдали в примере 1, полностью согласуется со здравым смыслом. Статистическая процедура Махаланобиса—Хотеллинга также подтверждает различие между этими совокупностями при 5%-ном уровне значимости. Разграничить внутривидовые совокупности с помощью этой процедуры не удалось (Кондратьева и др., 1984). При 5%-ном уровне значимости критерий Хотеллинга отвергает гипотезу о существовании различий между одновидовыми совокупностями I и III, рассмотренными в примере 2, в пользу гипотезы об их однородности. Однако наш метод позволил выявить существенное различие между этими совокупностями: каждая из них включает в себя группу особей, значительно отличающихся по морфологическим признакам от особей аналогичной группы из другой совокупности. Обнаруженный факт отражает, по-видимому, различную физиологическую (фотосинтетическую, дыхательную, метаболическую) активность синезеленых водорослей в середине дня, когда освещенность и температура воды максимальны, и поздно вечером, когда обменные процессы тормозятся. Пример 2 раскрывает одну из основных особенностей предложенного метода — его высокую дискриминантную способность. В то же время эта способность должна иметь определенные пределы. В примере 4 мы имели возможность убедиться, что одновидовые совокупности III и IV, которые скорее всего не должны отличаться морфологически, не разграничились нашим методом, а предстали как выборки из однородной популяции, которую нельзя разделить на две биологически содержательные совокупности.

Следует особо отметить, что во всех рассмотренных примерах ЭВМ выделила одну и ту же метрику — метрику (2) — из класса адекватных метрик вида (1). Здесь важно обратить внимание на то, что мы рассматривали совокупности одного рода. Видимо, внутри рода можно пользоваться в классификационных целях единой метрикой, что позволяет сравнивать между собой расстояния между различными совокупностями. Так, например, мы можем утверждать, что расстояние между разновидовыми совокупностями I и II, равное 3.5, превосходит расстояние между одновидовыми совокупностями I и III, равное 2.5.[2] Напомним, что расстояния Махаланобиса между различными парами совокупностей, вообще говоря, нельзя сравнивать из-за несовпадения ковариационных матриц: расстояния оказываются вычисленными в различных пространствах даже при одном и том же наборе признаков (Constandse-Westermann, 1972 : 51).

Как уже отмечалось, в метрике (2), обладающей наилучшей дискриминантной способностью, не учитывается ширина клеток. Обсуждение дискриминантной ценности ширины при разграничении совокупностей синезеленых водорослей можно найти в работе Н. В. Кондратьевой (1970).

Из-за отсутствия подходящего фактического материала мы не смогли продемонстрировать в примерах 1—4 основное достоинство предложенного метода. Стержнем метода является метрика. В. Н. Котовым описаны способы вычисления расстояний в смешанных шкалах, включающих также шкалы порядка и наименований (Котов, 1985). Поэтому предлагаемый метод можно с равным успехом применять к любым комбинациям признаков, включая как количественные, так и качественные. Важность этой особенности нашего метода становится более ощутимой, если учесть, что благодаря использованию наряду с количественными также качественных признаков достигается, как правило, большая полнота отражения биологической ситуации, а отказ от качественных признаков, вызванный отсутствием математического аппарата для их обработки, обычно ставит биологов в положение оправданной неудовлетворенности.

Помимо метрик вида (1) в ситуациях, рассмотренных в примерах 1—4, допустим еще один класс адекватных метрик:

$$\rho(x, y) = \alpha \left| \ln \frac{x^1}{x^2} \right| + \beta \left| \ln \frac{y^1}{y^2} \right| + \gamma \left| z^1 - z^2 \right|. \tag{3}$$

Использование метрики вида (3) привело во всех примерах к тем же выводам, что и метрика (2).

Круг приложений описанного метода не ограничивался теми примерами, которые мы привели в статье. Метод использовался также для разграничения больших по численности совокупностей при большем количестве признаков. Имеющийся у нас опыт работы по дискриминации совокупностей биологических объектов убеждает нас, что описанный в этой работе метод можно рекомендовать для практического использования, признавая при этом целесообразность дальнейшей его проверки и усовершенствования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 141 с. — *Заренков Н. А.* Лекции по теории систематики. М.: Наука, 1976. 140 с. — *Кондратьева Н. В.* Добова мінливість лінійних розмірів вегетативных клітин деяких планктонних видів анабен // Укр. ботан. журн. 1970. Т. 27, № 4. С. 462—467.— *Кондратьева Н. В., Терентьева Н. Г., Кислова О. А., Котов В. М.* Застосування узагальненої відстані Махаланобіса для дискримінації планктонних видів роду *Anabaena* Bory // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 50, № 5. С. 78—83. — *Котов В. Н.* Применение теории измерений в биологических исследованиях. Киев: Наук. думка, 1985. 100 с. — *Пфанцагль И.* Теория измерений. М.: Мир, 1976. 249 с. — *Рао С. П.* Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968.

---

[2] Здесь под расстоянием между совокупностями понимается расстояние между соответствующими плеядами.

547 с. — *Робертс Ф. С.* Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам. М.: Наука, 1986. 495 с. — *Терентьев П. В.* Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Т. 9, № 2. С. 137—144. — *Урбах В. Ю.* Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1975. 295 с. — *Феллер В.* Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М.: Мир, 1984. 527 с. — *Constandse-Westermann T. S.* Coefficients of biological distance. Oosterhout: Anthropological Publications. New York. Humanities Press, 1972. 142 p. — *Sneath P. N. A.*, *Sokal R. R.* Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman Co., 1973. 762 p. — *Weber E.* Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena: Fischer, 1964. 582 s.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 17 VI 1988.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

С. А. Волкова, Э. В. Бойко

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ФЛОРЫ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. VOLKOVA, E. V. BOYKO. CHROMOSOME NUMBERS IN REPRESENTATIVES OF SOME FAMILIES OF THE FLORA OF THE SOVIET FAR EAST

Apiaceae

Bupleurum euphorbioides Nakai, **$2n=16$**.* Приморский край, Чугуевский р-н, гора Снежная, щебнистые участки близ вершины, 1988, Волкова.[1]

&#42;B. sibiricum Vest, **$2n>60$**. Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Игнашино, на склонах в смешанном лесу, 1985, Волкова, Бродская.

B. triradiatum Adam ex Hoffm., **$2n=16$**. Хабаровский край, окр. пос. Аян, 1984, Микулина; Магаданская обл., окр. аэропорта г. Магадан, на вершине сопки, щебнистые участки, 1986, Горовой, Баранов; Сахалинская обл., Макаровский р-н, пос. Заозерное, вершина горы Каракульчан, 1984, Волкова, Бродская.

Asteraceae

Artemisia feddei* Lévl. et Vaniot, **$2n=16$. Приморский край, Хасанский р-н, пос. Рязановка, обочины дорог, 1988, Бойко.

A. mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai, $2n=18$.* Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Джалинда, 1985, Бойко, Старченко.

A. vulgaris L., **$2n=16$**. Владивосток, газоны академгородка, заносное, 1988, Бойко.

Aster ageratoides Turcz., **$2n=18$**. Окр. г. Владивостока, кустарниковые заросли, 1988, Бойко.

A. maackii Regel, **$2n=18$**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Рязановка, влажный луг, 1987, Бойко.

Boltonia lautureana Deb., **$2n>90$**. Приморский край, Пограничный р-н, окр. пос. Барано-Оренбургское, разнотравный луг, 1988, Бойко.

Heteropappus hispidus* (Thunb.) Less., **$2n<36$. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Рязановка, вдоль дорог, 1987, Бойко; Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, долина р. Раздольная, 1988, Бойко.

Ixeridium gramineum* (Fisch.) Tzvel., **$2n=16$. Амурская обл., Селемджинский р-н, пос. Дагмара, 1988, Старченко.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском институте биоорганической химии ДВО АН СССР, г. Владивосток. Образцы не зарегистрированы. Звездочкой отмечены виды, число хромосом которых впервые определено для территории СССР, а также новое для вида определение числа.

Kalimeris incisa (Fisch.) DC., **2n=18**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Рязановка, кустарниковые заросли, 1987, Бойко.

Senecio integrifolius (L.) Clairv., **2n=48**. Камчатская обл., Елизовский р-н, с. Ганалы, на склонах, 1987, Старченко.

Serratula coronata L., **2n=22**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Рязановка, высокотравный луг близ моря, 1987, Бойко.

Fabaceae

Oxytropis caespitosa* (Pall.) Pers., **2n=56—58. Амурская обл., Свободненский р-н, с. Петропавловка, сухие каменистые склоны, 1985, Бойко, Старченко.

Gentianaceae

Ophelia chinensis* [2] Bunge ex Griseb., **2n=24. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Линевичи, 1988, Бойко, Уланова.

**Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВО АН СССР,
Владивосток.**

Получено 1 II 1989.

---

[2] **Число хромосом для флоры СССР сообщается впервые для рода.**

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581

АНАСТАСИЯ АНДРЕЕВНА ЧИГУРЯЕВА (1905—1987)

T. P. RYABOVA, A. P. ZABALUYEV. ANASTASIYA ANDREYEVNA CHIGURYAYEVA (1905—1987)

29 марта 1987 года на 82-м году ушла из жизни одна из ведущих палинологов нашей страны, доктор биологических наук, профессор Саратовского государственного университета, заведующая кафедрой морфологии и систематики растений, председатель Саратовского отделения ВБО Анастасия Андреевна Чигуряева.

Анастасия Андреевна родилась в 1905 г. в с. Лопатино Саратовской губернии в бедной мордовской семье. В 1926 г. окончила биологический факультет Саратовского государственного университета. Работала учителем в своем родном селе, затем в Петровском педагогическом техникуме, участвовала в работе отряда по изучению растительности. В этот период у А. А. определился интерес к научным исследованиям в области ботаники. Учеба в аспирантуре стала естественным продолжением этих работ. С 1935 г. А. А. ассистент, а с 1939 г. доцент кафедры морфологии и систематики растений. Вся ее последующая научно-педагогическая и общественная работа в течение более 50 лет неразрывно была связана с Саратовским университетом.

В 1951 г. после окончания докторантуры при Ботаническом институте АН СССР А. А. Чигуряевой защищена докторская диссертация, посвященная развитию растительности Южного Предуралья в третичном периоде.

А. А. еще в довоенное время применила метод споровопыльцевого анализа для изучения толщ торфа, а в дальнейшем и более древних отложений (в основном третичного возраста). Особенно ценные материалы были получены при исследовании истории растительного покрова юго-востока европейской части СССР. Эти работы позволили достаточно четко расчленить отложения третичного периода на основе анализа спорово-пыльцевых комплексов и установить непосредственную связь флоры и растительности этого периода с растительностью четвертичного периода. Результатом этих исследований явился «Атлас микроспор из третичных отложений СССР» (1956).

В 1961 г. А. А. возглавила кафедру морфологии и систематики растений и организованную ранее палинологическую лабораторию. При ее руководстве в 60—70 гг. были установлены очень тесные научно-производственные связи с геологическими организациями — Всесоюзным Аэрогеологическим трестом, Сибирским научно-исследовательским институтом геологии, геофизики и минерального сырья, Башкирским филиалом АН СССР и др. Палеопалинологический анализ образцов из отложений различного возраста позволил реконструировать флору и растительность, палеогеографическую обстановку, уточнить возраст целого ряда отложений. В контакте с археологами А. А. велось изучение растительности времени появления человека на юго-востоке, растительности Волгоградской и Саратовской областей эпохи бронзы (1955, 1960, 1961).

Научное наследие А. А. очень велико. Помимо основных публикаций в области палеопалинологии, А. А. разрабатывала современные проблемы аэропалинологии (1971), мелиссопалинологии, а также морфологии пыльцы современных растений различных систематических групп (1968, 1970, 1972). Характерной чертой всей деятельности Анастасии Андреевны как ботаника-палинолога является практическая направленность ее исследований.

Многолетняя и плодотворная деятельность А. А. Чигуряевой отмечена наградами Родины — орденом Ленина, медалями и Почетными грамотами Президиума Верховного Совета СССР и Минвуза РСФСР.

За долгую и плодотворную жизнь А. А. воспитала не одно поколение ботаников. Многочисленные ее ученики — учителя, преподаватели вузов и сотрудники научно-исследовательских институтов работают во всех уголках Советского Союза.

Анастасия Андреевна была не только крупным ученым, но и очень чутким, доброжелательным, исключительно скромным и отзывчивым человеком. Она всегда умело сочетала работу с общественной деятельностью.

В лице А. А. Чигуряевой советская ботаническая наука потеряла крупного специалиста-палинолога, отдавшего свой талант прогрессу палинологических исследований в нашей стране. Такой она навсегда останется в памяти своих учеников, всех работавших с нею и знавших ее.

СПИСОК ТРУДОВ А. А. ЧИГУРЯЕВОЙ

1937. К характеристике торфяников юго-восточной границы ледника // Уч. зап. СГУ. Сер. биол. Т. 1 (14), вып. 1. С. 93—106.

1939. Ивановские торфяники. Саратов. 128 с., табл. Библ.: 99 с. (канд. дис.).

1941. Ивановские торфяники // Уч. зап. СГУ. Т. 15, вып. 7. С. 3—82.

1946. Торфяники и озерные отложения юго-востока // Уч. зап. СГУ. Т. 16, вып. 1. С. 102—116.

1947. О пыльце кейтониевых из юрских отложений Казахстана // Сов. ботаника, № 3. С. 146—149.

Применение спорово-пыльцевого метода для стратиграфии угленосных отложений // Материалы научной конференции 1946 г. Секция биологических наук. Саратов. 42 с. (Сарат. ун-т).

1948. К Зайсанской третичной флоре Ашутаса // ДАН СССР. Т. 61, № 2. С. 349—352.

Материалы по третичной флоре и растительности Крынки и Зайсана // Конф. по спорово-пыльцевому анализу: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. С. 16—18.

О пыльце хвойных типа *Podocarpaceae* из юрских отложений Казахстана // Бот. журн. СССР. № 6. С. 610—611.

Об ископаемых находках аномальной «крылатой» пыльцы хвойных // Конф. по спорово-пыльцевому анализу: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. С. 40—41.

Растительность миоцена Южного Приуралья по материалам спорово-пыльцевого анализа // Конф. по спорово-пыльцевому анализу: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. С. 18—20.

1949. Строение пыльцы у *Gnetales* // ДАН СССР. Т. 115, № 4. С. 555—557.

1950. Заметка о третичной флоре р. Эльген (в районе Средникана, около 60° сев. шир.) // Бот. журн. № 6. С. 655.

О крылатых пыльцевых зернах типа хвойных из юрских отложений // Сб. материалов по флоре и растит. Юго-Востока. Саратов.: Изд-во Юго-Вост. отд. Всесоюз. Бот. о-ва, с. 37—48.

О спорово-пыльцевом комплексе Крынки. Тр. Конфер. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. М. С. 107—113.

1951. К ископаемой третичной флоре и растительности Приаралья // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 26, вып. 5. С. 45—52.

Материалы к изучению эоценовой флоры Украины по данным пыльцевого анализа // Бот. журн. АН УССР. Т. 8, № 1. С. 85—94. На укр. яз. — Резюме на рус. яз.

Материалы к флоре спондиловых глин г. Киева // Бот. журн. АН УССР. Т. 8, № 3. С. 41—46. На укр. яз. — Резюме на рус. яз.

Материалы к олигоценовой флоре Майкопской свиты Кавказа (споры и пыльца) // Бот. журн. Т. 36, № 3. С. 306—307.

О находке микроспоры вельвичии и эоценовых отложений Западного Казахстана // Бот. журн. Т. 36, № 5. С. 515—516.

О эоценовой флоре южной Эмбы // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 26, вып. 5. С. 53—56.

Этапы развития растительности Южного Предуралья в третичном периоде на основании изучения спор и пыльцы. Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ. 40 с.

1952. Материалы к третичной растительности Южного Предуралья // Уч. зап. СГУ. Т. 35. С. 153—196.

Материалы к эоценовой растительности Правобережья реки Дона // Там же. Т. 35. С. 197—200.

1953. Материалы по микроскопическим остаткам ископаемых грибов из третичных отложений СССР. Ботан. материалы. Отд. споровых растений (Тр. Ботан. ин-та АН СССР). Т. 9. С. 109—114.

1955. К вопросу палеогеографии северо-восточного Прикаспия в нижнеплиоценовое время // Науч. ежегодник Сарат. ун-та за 1954 г. Саратов. С. 276.

Климатические условия акчагыла по новым литологическим и микропалеоботаническим исследованиям в Южном Заволжье // ДАН СССР. Т. 105, № 1. С. 144—146. (Совместно с Востряковым А. В., Мизиновым Н. В., Москвитиным А. И.).

Материалы к флоре и растительности Северного Прикаспия в хозар-хвалынское время // Науч. ежегодник Сарат. ун-та за 1954. Саратов. С. 275—276. (Совместно с Ворониной К. В. и Скидановой Е. А.).

О характере растительности района Сталинграда в эпоху среднего палеолита // Науч. ежегодник СГУ за 1954 год. Саратов. С. 269—273. (Совместно с Хвалиной Н. Я.).

1956. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та. С. 118, илл., карт.

Материалы к растительности предгорных Восточных Карпат в миоцене // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та галургии, вып. XXXII. С. 257—276.

1957. Материалы к истории растительности Юго-Востока в средне-плейстоценовое время // ДАН СССР. Т. 117, № 1. С. 127—130. (Совместно со Скидановой Е. А.).

Растительность Юго-Востока Европейской части СССР в плиоценовое время // Тез. докл. Всесоюз. Ботан. об-ва, вып. 3. Л. С. 60—62.

1958. Материалы к флоре и растительности центральной части Якутии и западной Сибири в неогене // Науч. ежегодник СГУ за 1955 год. Саратов. С. 16—18.

Микроспоры тсуги в третичных отложениях СССР. Там же. С. 19—21.

Об ископаемых аномальных микроспорах хвойных // ДАН СССР. Т. 120, № 3. С. 641—643.

1959. К вопросу палеогеографии лёссового плато Китая // Уч. зап. Сарат. ун-та. Т. 64. С. 39—44. (Совместно с Негановым А. Ф.).

Материалы к изучению растительности Юго-Востока в акчагыльское время // Уч. зап. СГУ. Т. 64. вып. биол. почв. С. 3—34, карт. и табл. (Совместно с Сумаревой В. Н.).

1960. Материалы к истории растительности Юго-Востока европейской части СССР в среднеплейстоценовое время // Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала. Вып. 5. Плиоцен и плейстоцен. Уфа. С. 109—126 с карт. (Совместно со Скидановой Е. А., Яхимович В. Л.).

Материалы по верхнеплейстоценовой растительности Северного Прикаспия // ДАН СССР. Т. 131, № 6. С. 1414—1416. (Совместно с Ворониной К. В.).

Микроспоры из слоя с костями дикого кабана (Sos scrofa L.) у ручья Минуэшты в Западной Башкирии // Вопр. геологии вост. окраины Русской платформы и Южного Урала. Уфа. Вып. 5. С. 127—128.

Палинологические данные для апшеронских отложений района Али-Байрамлы и их связь с параметром магнитной стабильности // Доклады АН АзССР. Т. 16, № 2. С. 137—142. (Совместно с Исмаил-Заде Т. А.).

Растительность Заволжья эпохи бронзы // Древности Нижнего Поволжья. М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 282—284. (Материалы и исслед. по археол. СССР. № 78).

Растительность Заволжья эпохи раннего железа // Тр. Сарат. обл. музея краеведения. Вып. 3. С. 185—188.

Растительность Юго-Востока европейской части СССР в плиоценовое время.// Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала. Уфа: Изд-во ГГИ БФАН СССР. Вып. 5. С. 59—86.

1961. Материалы к флоре и растительности Башкирского Предуралья в голоцене // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1961. № 1. С. 131—138. (Совместно с Хвалиной Н. Я.).

О характере растительности в районе Сталинграда в эпоху среднего палеолита // Краткие сообщения о докл. и полевых исслед. ин-та археологии (АН СССР). Вып. 82. С. 37—41. (Совместно с Хвалиной Н. Я.).

Переотложенные пыльца и споры в хвалынских отложениях Прикаспийской низменности // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 120—124. (Совместно с Ворониной К. В.).

1962. К определению полыней по пыльце // Докл. палеоботан. конф. Дек., 1961 г. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 158—162. (Совместно с Ворониной К. В.).

Материалы к палинологической характеристике неогена Западной Сибири // Докл. палеоботан. конф. Дек., 1961 г. Томск: Изд-во Том. ун-та. С. 148—152.

Материалы к растительности центральной части Якутии в неогене // Докл. палеоботан. конф. Дек. 1961 г. Томск: Изд-во Том. ун-та. С. 153—158.

1965. О находках микроспор тсуги в третичных отложениях СССР // Материалы по геол. и полезн. ископ. Урала. Вып. 4, стратиграфия. М.: Недра, с. 91—107 с карт.

О флоре и растительности Южного Предуралья в среднеакчагыльское — голоценовое время // Антропоген Южного Урала. М.: Наука. С. 164—187. (Совместно с Яхимович В. Л.).

Перидинеи, педиаструм и гомфосферия в плиоценовых и плейстоценовых отложениях Прикаспия // Тез. докл. к 1-му Всесоюз. палеоальголог. совещ. Окт., 1965. Новосибирск. С. 85—87. (Совместно с Рубиной Р. Е.).

1966. Палинология и апомиксис // Совещ. по проблемам апомиксиса у растений (21—24 июня 1966 г.): Тез. докл. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 71—73.

1968. К морфологии спородермы пыльцы *Plumbaginaceae*. Материалы по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 76—95. (Совместно с С. С. Федоровой.).

Микроскопические остатки грибов из плейстоценовых отложений Юго-Востока европейской части СССР // Материалы по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 104—108. (Совместно с Р. Е. Рубиной.).

О внутривидовом диморфизме пыльцы // Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульян. пед. ин-та. Т. 23, вып. 3. С. 67—74.

Спорово-пыльцевые комплексы плейстоценовых отложений восточной части Прикаспийской низменности // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Под ред. Н. И. Лариной и А. О. Тарасова. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 251—258. (Совместно с Рубиной Р. Е.).

1969. Диморфизм пыльцы хвойника (*Ephedra* L.) // Укр. ботан. журн. Т. 26, № 1. С. 101—103. (На укр. яз. — Резюме на рус. яз).

Материалы по плейстоценовой растительности восточного склона среднего Тимана (бассейн реки Ижмы) // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Вып. 5, ч. 2. Кайнозой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 132—139.

1970. Ботанический состав зерновой пыли (на материалах обследования элеваторов Юго-Востока Европейской части СССР) // Почвы и растительность Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 39—48.

К истории развития растительности болота «Моховое» // Почвы и растительность Юго-Востока. Под ред. А. А. Чигуряевой и М. П. Гнутенко. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та в Саратовской области. С. 159—163. (Совместно с К. В. Ворониной).

Медоносные и перганосные растения Саратовской области // Почвы и растительность Юго-Востока. Под ред. А. А. Чигуряевой и М. П. Гнутенко. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 63—79. (Совместно с Р. Д. Ивановой).

Палинология и апомиксис // Апомиксис и селекция. М.: Наука. С. 80—86.

Сфагновые горизонты из апшеронских отложений Прикаспийской впадины // Почвы и растительность Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 116—124. (Совместно с Р. Е. Рубиной, Н. Е. Жидовиновым).

Эфемеры и эфемероиды Юго-Востока Европейской части СССР // Почвы и растительность Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 49—62. (Совместно с Ивановой Р. Д.).

1971. Медоносные растения // Природа родного края и ее охрана // Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 165—175. (Совместно с Р. Д. Ивановой).

О растительности Саратовского Заволжья в верхнеплиоценовое время // Вопросы физической географии. Сб. 4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 61—65. (Совместно с Борисовой С. С.).

Палинологическая характеристика зерновой пыли элеваторов Юго-Востока европейской части СССР // Тез. докл. к 3-й Междунар. палинол. конф. Секция 9. Аэропалинология, мелиссопалинология, разное. Новосибирск. С. 2.

Споры грибов из зерновой пыли элеваторов Юго-Востока европейской части СССР // Материалы 1-й конф. по споровым раст. Украины (сент. 1969). Киев: Наук. думка. С. 255—256.

1972. Анатомо-морфологическая характеристика некоторых лютиковых Ивановского заказника Саратовской области // Флора и растительность Юго-Востока. Сб. статей. Вып. 1. Под ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 10—20. (Совместно с Р. Д. Ивановой).

Внутривидовой диморфизм пыльцы крестоцветных (*Cruciferae*) // Укр. ботан. журн. Т. 29, № 5. С. 657—661 (на укр. яз.).

Геологические условия захоронения остатков слона Palaeoloxodon в Предуралье // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Вып. 2. Уфа. С. 27—34. (Совместно с Яхимович В. Л.).

К морфологии пыльцы парнолистниковых, казуариновых, вьюнковых // Флора и растительность Юго-Востока. Сб. статей. Вып. 1. Под ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 29—64.

1973. Миоценовая флора района г. Балашова Саратовской области // Вопросы физической географии и геоморфологии Нижнего Поволжья, вып. 1. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 74—85.

Морфология пыльцы семейства *Cruciferae* // Морфология пыльцы и спор современных растений. Тр. III Международного палинолог. конгр. Новосибирск, 1971. Л.: Наука. С. 93—98, с. 3 табл.

Палинологическая характеристика зерновой пыли элеваторов Юго-Востока Европейской части СССР // Палинология в медицине. Тр. III Междунар. палинологич. конгр. М.: Наука.

1974. Опыт общей стратиграфической корреляции верхнего кайнозоя Башкирского Предуралья и Украины через Поволжье, Ергени и Нижний Дон // Палеогеография и инженерная геология Юга Украины (поздний кайнозой). Автореф. и тез. докл. Киев. С. 49—50. (Совместно с Яхимович В. Л., Родзянко Г. Н., Жидовиновым Н. Я., Курлаевым В. И., Немковой В. К.).

1975. Аэропалинологическое изучение Юго-Востока европейской части СССР // Флора. Систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка. С. 298—307.

Морфология пыльцы сем. Зонтичных Юго-Востока европейской части СССР // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 1. С. 120—129. (Совместно с Дайковским В. С., Маевским В. В.).

Морфология пыльцы *Brassicaceae* // Вопросы ботаники Юго-Востока, Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 1. С. 76—119.

Морфологические типы пыльцы и вопросы эволюции и распространения семейства *Cruciferae* // Тез. докл., представленных XII Междунар. ботан. конгр. (3—10 июля 1975). Т. I. Л.: Наука. С. 268.

Учебное пособие по палинологии // Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Ч. 1. 48 с. (Совместно с Колосковой И. Г., Дайковским В. С.).

Этапы развития растительности Юго-Востока европейской части СССР в позднем плиоцене и плейстоцене // Тез. докл., представленных XII Международн. ботан. конгр. (3—10 июля 1975). Т. I. Л.: Наука. С. 132. (Совместно с Жидовиновым Н. Я.).

1976. К акчагыльской флоре и растительности района озера Индер // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Кайнозой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 10. С. 75—86.

Морфология пыльцы сем. *Brassicaceae* // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 2. С. 107—125.

О возрасте отложений, вскрытых скважиной на Вильесском болоте (междуречье Вычегда—Кама) // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. АН СССР, Бащкир. фил., Ин-т геологии, Уфа. С. 86—89. (Совместно с Яхимович В. Л.).

Палинологическая характеристика палеоценовых отложений Юго-Востока европейской части СССР // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 2. С. 125—131. (Совместно с Дайковским В. С.).

Палинологическая характеристика слоя с *Azolla filiculoides* Lan. у плейстоценовых отложений Западного Казахстана // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 9. С. 119—121.

Состояние изученности плиоценовых отложений Нижнего Поволжья // Состояние изученности стратиграфии плиоценовых и плейстоценовых отложений Волго-Уральской области и задачи дальнейших исследований. АН СССР, Башкир. фил., Ин-т геологии. Уфа. С. 82—90. (Совместно с Жидовиновым Н. Я., Курлаевым В. И., Федкович А. А.).

Учебно-методическое пособие по палинологии // Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Ч. II. 48 с. (Совместно с Дайковским В. С., Колосковой И. Г.).

Флора окрестностей г. Саратова. Ч. 1 // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 2. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 60—99. (Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Рябовой Т. П.).

1977. Конспект флоры Саратовской области. Ч. I // Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 79 с. Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Наполовым И. П., Рябовой Т. П.

Растения Саратовской области, подлежащие охране // Саратов: Изд-во СГУ. (Ротапринт), 12 с. (Совместно с Ивановой Р. Д., Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г., Худяковой Л. П.).

Учебно-методическое пособие по палинологии. ч. III. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 48 с. (Совместно с Колосковой И. Г. и Дайковским В. С.).

1978. Редкие и исчезающие растения природной флоры Саратовской области. Саратов: Изд-во СГУ. 32 с. (Совместно с Ивановой Р. Д., Маевским В. В., Миловидовой Н. Б., Худяковой Л. П.).

1979. Конспект флоры Саратовской области. Часть II // Саратов: Изд-во СГУ. С. 89. (Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Маевским В. В., Напловым И. П., Рябовой Т. П.).

Морфологические типы пыльцы и вопросы эволюции и рассмотрения семейства *Brassicaceae* // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, вып. 3. С. 126—138.

Охраняемые растения Саратовской области // Саратов: Приволж. кн. изд-во. 120 с. (Совместно с Миловидовой Н. Б., Мичуриным В. Г. и др.).

Палинологическая характеристика поверхностных проб почв Юго-Востока европейской части СССР // Флора и растительность Северного Поволжья. Ульяновск: Изд-во Ульян. гос. пед. ин-та. С. 49—59.

1980. Палинология и фенетика популяций // Палинология в СССР (1976—1980). К 5-й Междунар. палинолог. конф. Кембридж, Англия. М.: Наука. С. 42—43.

1981. Пыльца сложноцветных в верхнеплиоценовых и плейстоценовых отложениях Волго-Уральского региона (тезисы) // Биостратиграфические аспекты в палинологии. Тюмень. С. 147. (Совместно с Терешковой Т. В.).

Спорово-пыльцевые комплексы верхнеплиоценовых отложений Прикаспия и Нижнего Поволжья, их биостратиграфическое значение // Палинологические исследования для стратиграфии. Тр. Зап. Сиб. НИГНИ, вып. 179. С. 64—68. (Совместно с Жидовиновым Н. Я., Федоровой С. С.).

Таксономическое и филогенетическое значение палиноморфологии в трибе *Anthemideae* (*Compositae*) // Морфологическая эволюция высших растений. М.: Наука. С. 137—139. (Совместно с Т. В. Терешковой).

1982. Неогеновые отложения и этапы развития растительности Прикаспия // Плиоценовые и плейстоценовые отложения Поволжья и Южного Урала. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 50—67. (Совместно с Жидовиновым Н. Я.).

Подлежащие охране ботанические объекты Саратовской области // Тез. докл. обл. науч. конф. Куйбыш. гос. ун-та (обл. Совет Всерос. об-ва охр. природы, 8—12 сент. 1982). Куйбышев: Изд-во Куйбыш. ун-та. С. 62.

Сохранить «Живые ископаемые» флоры Саратовской области. Плакат // Сарат. обл. Совет Всерос. об-ва охр. природы, Юго-Вост. отд. ВБО. (Совместно с Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г.).

Флора и растительность апшерона по морским осадкам Каспия // XI Конгресс ИНКВА (Международ. союз. по изучению четверт. периода, август, 1982). Тез. докл. Т. III; М. С. 343—344.

1983. Апшеронский век Восточно-Европейской равнины //Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода, № 52. М.: Наука, С. 3—18. (Совместно с Жидовиновым Н. Я., Кармишиной Г. И., Яхимович В. Л. и др.).

Ботанические объекты Саратовской области, подлежащие охране // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л.: Наука. С. 328—329. (Совместно с Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г.).

Конспект флоры Саратовской области. Ч. III. Под ред. проф. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 106. (Совместно с Дайковским В. С., Колосковой И. Г., Ивановой Р. Д. и др.).

Конспект флоры Саратовской области. Ч. 4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 65 с. (Совместно с Дайковским В. С., Забалуевым А. П., Ивановой Р. Д. и др.).

Морфологические типы пыльцы и вопросы эволюции и распространения семейства *Brassicaceae* // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 3. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 107—126.

Находки пыльцы *Inula* L. в плейстоценовых отложениях Башкирского Предуралья // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, вып. 3. С. 126—128 (совместно с Терешковой Т. В.).

Опасайтесь потерять друзей (очерки об охране природы Саратовской области) // Саратов: Приволж. кн. изд-во. 112 с., илл. (Совместно с Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г., Протоклитовой Т. В., Рябовой Т. П.).

Палинология трибы *Anthemideae* Cass. (*Asteraceae* Dum.) // Укр. ботан. журн. Т. XXXIX, № 3. Ч. 1. С. 39—43 (Совместно с Терешковой Т. В.).

Пыльца сложноцветных в верхнеплиоценовых и плейстоценовых отложениях Волго-Уральского региона // Палинология и палеогеография. (Материалы VI Всесоюз. палинолог. конф.). Тюмень; Свердловск. С. 97—99. (Совместно с Терешковой Т. В.).

Спорово-пыльцевые комплексы верхнеплиоценовых отложений Прикаспия и Нижнего Поволжья, их биостратиграфическое значение. Палинологические исследования для стратиграфии // Тр. Зап. Сиб. н.-и. геолог. и развед. нефт. ин-т (ЗапсибНИТНИ). Вып. 179. Тюмень. С. 64—68. (Совместно с Жидовиновым Н. Я., Федоровой С. С.).

Флора окрестностей г. Саратова. Ч. II // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 3. С. 48—62. (Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Рябовой Т. П.).

1984. Геохронологическая корреляция геологических событий плиоцена и плейстоцена Волго-Уральской низменности. (Препринт) // Уфа: БФАН СССР. В надзаг.: Башк. фил. АН СССР, Ин-т геологии, Волго-Урал. комис. по изучению четвертич. периода «Опыт». 25 с. (Совместно с Яхимович В. Л., Блудоровой Е. А., Жидовиновым Н. Я.). 27 Междунар. геолог. конгр. Тез. докл., т. 1. М.: Наука. С. 428—430.

Лекарственные растения Саратовской области // Проблемы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 17—23. (Совместно с Колосковой И. Г.).

Научная и педагогическая деятельность Александра Дмитриевича Фурсаева (к 80-летию со дня рождения) // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 5—10. (Совместно с Тарасовым А. О.).

О роли кафедральных спецкурсов в профессионально-педагогической подготовке студентов // Организация региональных флористических исследований и методика преподавания ботанических дисциплин в университетах РСФСР. Межвуз. сб. научн. ст. Сыктывкар. С. 128—133. (Совместно с Наполовым И. П.).

Охраняемые растения Саратовской области, цветущие летом. Плакат // Сарат. обл. Совет Всерос. об-ва охр. природы, Юго-Вост. отд. ВБО. (Совместно с Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г.).

Подлежащие охране ботанические объекты Саратовской области // Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев: Изд-во Куйбыш. ун-та. С. 10—14. (Совместно с Лебедевым В. А., Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г.).

Редкие и исчезающие виды растений природной флоры Саратовской области // Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 4. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 49—78. (Совместно с Ивановой Р. Д., Мичуриным В. Г., Миловидовой И. Б.).

Флора окрестностей Саратова. Ч. III. // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 4. С. 29—49. (Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Рябовой Т. П.).

Характеристика флоры и растительности Апшерона по морским осадкам Каспия // Антропоген Евразии. АН СССР, Башк. фил., Ин-т геологии. М.: Наука. С. 150—152.

1985. Морфология пыльцы колен *Anthemideae* Cass., *Cynereae* Less. (сем. *Asteraceae* Dum.) Юго-Востока европейской части СССР // Палинологические таксоны в биостратиграфии: V Всес. палинолог. конф. Тез. докл. М.: ГИН АН СССР. Ч. 2. С. 238—240.

Морфологические типы пыльцы водных и воднoприбрежных *Magnoliophyta* // Палинологические таксоны в биостратиграфии: V Всес. палинолог. конф. Тез. докл. М.: ГИН АН СССР. Ч. 2. С. 237—238.

1986. Палинологическая характеристика гречишного и подсолнечного меда Саратовской области // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 29—33. (Совместно с Ивановой Р. Д.).

Флора Саратовской области. Ч. 1 // Под общ. редакцией А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 78 с. (Совместно с Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г., Забалуевым А. П. и др.).

Флора Саратовской области. Ч. 2 // Под общ. ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 112 с. (Совместно с Забалуевым А. П., Ивановой Р. Д., Колосковой И. Г. и др.).

1987. Флора Саратовской области. Ч. III // Под общ. ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 108 с. (Совместно с Березуцким М. А., Дайковским В. С., Забалуевым А. П. и др.).

Флора Саратовской области. Ч. IV // Под общ. ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 114 с. (Совместно с Березуцким М. А., Дайковским В. С., Забалуевым А. П. и др.).

1988. Дополнение к «Конспекту флоры Саратовской области» // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 6. С. 89—92. (Совместно с Березуцким М. А., Дайковским В. С., Забалуевым А. П. и др.).

Изменения растительности и климата на Юго-Востоке Европейской части СССР в четвертичное время // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 6. С. 53—80. (Совместно с Жидовиновым Н. Я., Мичуриным В. Г.).

Ксерофиты лесостепной части Саратовской области // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 6. С. 51—53. (Совместно с Рябовой Т. П.).

Морфология пилку триби *Senecioneae* Cass. (Родина *Asteraceae* Dumort.). (В соавторстве с Терешковой Т. В.) // Укр. ботан. журн. Т. 45, № 1. С. 39—43.

Палиноморфология рода *Cancrinia* Kar. et Kir. (*Asteraceae* Dum.) // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 5. С. 118—121. (Совместно с Терешковой Т. В.).

Подлежащие охране ботанические объекты Саратовской области // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 5. С. 3—30. (Совместно с Лебедевым В. А., Миловидовой И. Б., Мичуриным В. Г.).

Таксономическое значение спородермы сложноцветных (на примере колен *Senecioneae* Cass., *Anthemideae* Cass.) // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. Л.: Наука. С. 38.

Флора Саратовской области. Ч. 5 // Под общ. ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 130. (Совместно с Березуцким М. А., Дайковским В. С., Забалуевым А. П. и др.).

Т. П. Рябова, А. П. Забалуев.

Саратовский государственный университет.

Получено 28 III 1988.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.2

R. Simonsen. Atlas and catalogue of the diatom types of Friedrich Hustedt. Vol. I—III. — Berlin: Stuttgart, 1987, J. Cramer. (Р. Симонсен. Атлас и каталог типов диатомовых, описанных Фридрихом Хустедтом. Т. I—III. 1987)

N. I. KARAYEVA, S. K. DZHAFAROVA. (*A REVIEW*)

Диатомологическая литература обогатилась новым изданием чрезвычайной научной ценности — R. Simonsen выпустил атлас и каталог типов диатомовых водорослей, описанных его учителем F. Hustedt. Важность этого издания обусловлена прежде всего личностью Hustedt как ученого. Simonsen в рецензируемой работе называет своего учителя «страстным описывателем новых диатомовых», третьим и последним (после C. Ehrenberg и F. Kützing) представителем старой школы великих пионеров в исследовании диатомовых водорослей и в то же время ведущим диатомологом современности. Нам нечего добавить к этой столь выразительной характеристике ученого, которая объясняет интерес, привлекающий диатомологов всего мира в Бремерхафен для работы с коллекцией типов описанных Hustedt новых таксонов.

R. Simonsen справедливо считает, что проделанная им работа позволит ученым, приезжающим в Бремерхафен для работы с коллекциями, избежать траты времени на поиски типовых экземпляров. Уменьшится и число просьб о присылке слайдов Hustedt, всегда сопряженной с риском их повреждения.

Еще одна достаточно важная цель, которую преследовал Simonsen в этом издании, — дать короткие диагнозы к новым таксонам, опубликованным Hustedt в «Атласе» A. Schmidt без описания и диагнозов (их более 500), и сделать их таким образом законными.

Работа состоит из 3 томов. Первый том — «Каталог» (523 с.) — включает «Введение» и несколько общих разделов. Во «Введении» дана оценка научного наследия F. Hustedt, описавшего 1942 новых для науки таксона (5 родов, 1448 видов, 350 разновидностей и 139 форм).

В разделе «Коллекция F. Hustedt» (с. 1—4) R. Simonsen рассказывает историю ее создания. 30 X 1963 F. Hustedt подписал с городом Бременом контракт, по которому его коллекция слайдов и библиотека передаются в собственность города при условии, что на все время работы Hustedt они будут храниться у него. 1 VII 1965 в Институте морских исследований в Бремерхафене было учреждено «Рабочее место Фридриха Хустедта для исследования диатомовых», куратором был назначен автор R. Simonsen, и после смерти F. Hustedt туда были перенесены его коллекция и библиотека. К ним присоединена также коллекция проб, ранее в контракт не включенная.

С 1968 г. коллекция выросла за счет личной коллекции автора, покупки коллекции слайдов J. Tempère и H. Peragallo «Диатомовые всего мира» (1-е издание), коллекции диатомовых Швеции (E. Mauler, 1835—1893) и, наконец, пополнения многими препаратами типового материала диатомологов почти всего мира. Сегодня «Рабочее место F. Hustedt» в Бремерхафене — один из важнейших центров исследования этих водорослей, принимающий многих ученых. В результате преобразования Института морских исследований в настоящее время коллекция стала частью Института Альфреда-Вегенера по полярным и морским исследованиям.

Коллекция слайдов включает около 60 тыс. препаратов, из них 15 тыс. составляют систематическую коллекцию и 45 тыс. — географическую. Первая содержит препараты, в основном приготовленные F. Hustedt, но также и B. Cholnoky, G. Krasske, F. Meister, T. Möller, H. Reichelt и др. Географическая коллекция состоит из слайдов, сделанных по сборам со всех частей мира, включая ископаемые отложения.

Хотя Hustedt оставил после себя рукописный каталог, Simonsen счел необходимым составить новый. В настоящее время имеются 3 каталога. Первый — наиболее важный — систематический, в котором приведены все таксоны, указанные на этикетках или указательных листках; он включает 4 тыс. таксонов из 250 родов. Во втором в алфавитном порядке перечислены все слайды и пробы. В третьем — таком же по величине, как и алфавитный, — указаны индексы карточек слайдов и проб, расположенные по цифрам квадратов Марсдена, соответствующих определенным участкам, выделенным по широтным и долготным показателям, что особенно важно для морского фитопланктона. R. Simonsen также усовершенствовал систему нумерации ящиков со слайдами систематической коллекции F. Hustedt (сохранив и его нумерацию, проверка которой иногда бывает необходима).

Автор отмечает и трудности, встреченные им в период упорядочения коллекции типов, связанные с отсутствием у Hustedt указаний на некоторые типы или с недостаточно четкими указаниями на их местонахождение и т. д. Довольно подробно изложены методы работы F. Hustedt с коллекцией — способы мечения их на слайдах, а также монтировка препаратов из одного или нескольких специально отобранных из пробы экземпляров, которые он именовал «оловянные клетки» («tin-cells»). Для этих препаратов использовались покровные стекла, иногда очень маленького диаметра, на которые приклеивались диски из оловянной фольги с отверстием в центре, в которое помещались отобранные клетки. Методика подготовки подобных препаратов описана в работах Hustedt (1927—1966, 1929). Simonsen отмечает недостатки этого метода. Далее Simonsen отмечает, что Hustedt редко указывал экземпляр как тип и не колебался, обозначая 2 экземпляра из двух разных местообитаний как «типы». Слово «тип» на слайдах отсутствует. В очень многих случаях можно было идентифицировать иллюстрированный экземпляр с отмеченным на слайде, что облегчало типификацию. В большинстве других случаев необходимо было лектотипировать таксоны. Чаще всего согласно статье 9.1 МКБН за тип R. Simonsen принимал экземпляры, постоянно сохраняющиеся в одном слайде, обычно с указанием положения экземпляров по индексам «искателя». Изотип в этой работе—это экземпляр на другом стекле, на котором монтирован тот же материал, который использовался и для типа. В качестве паратипа рассматривались экземпляры на слайде, приготовленном из материала, собранного в том же местонахождении, часто из той же серии образцов, но не из того материала, который содержит тип.

В разделе «Методы» (с. 4—5) кратко указаны данные о микроскопах, с помощью которых проводилось микрофотографирование (отмечается использование и темнопольного освещения, и методики интерференционного контраста Номарского), объективах, конденсорах, лампах, фильтрах, фотоаппаратах, средах для постоянных препаратов. Описывается способ, при котором, употребляя апохроматический объектив Hustedt 2 мм/1.4, автор получал разрешение, позволяющее видеть штрихи при частоте их 40—42 в 10 мкм, которые не различал F. Hustedt. Отмечаются упущения в технике оптимизации микроскопического изображения, не позволявшие Hustedt видеть штрихи при частоте их более 38 в 10 мкм. Описана используемая R. Simonsen методика нахождения экземпляров с помощью специального «искателя» (фирмы Carl Zeiss), представляющего стеклянный слайд, разделенный на 3 квадрата, которые в свою очередь дважды последовательно поделены на еще более мелкие. Номером квадрата — индексом — обозначается положение экземпляров.

Следующий раздел (с. 5—7) посвящен изложению тщательно продуманного Simonsen порядка расположения материала в Каталоге и Атласе. Для понимания текста Каталога очень важна принятая нумерация и некоторые условные обозначения, используемые в тексте, которые автор объясняет в этом разделе. Отметим для русского читателя следующие.

«Opus» (или «op») — обозначается каждая работа F. Hustedt, включая и исследования, опубликованные в работах других авторов. «Op-number» — номер каждого опуса библиографии F. Hustedt, «tx-number» (или «tx») — номер таксона, состоящий из 2 частей: номера опуса и через дефис — порядкового номера оригинального описания вида в опусе. Как отмечает Simonsen, tx-number удобен для быстрого отыскания таксона в каталоге без обращения ко всей библиографии. В качестве примера рассматривается *Navicula pseudoscutiformis*, имеющая tx-number 71-26. Это означает, что *N. pseudoscutiformis* описана в работе Hustedt, идущей в его библиографии под порядковым номером 71 (это 10-я тетрадь известной пашеровской сводки, посвященная пресноводным диатомовым — *Bacillariophyta* (*Diatomeae*), 1930), причем этот представитель рода *Navicula* является 26-м по порядку новым таксоном, описанным F. Hustedt в указанной работе. За пометкой «i-types» (от слова «иконотип») следует номер фигуры по Hustedt в случае, когда проиллюстрированный им экземпляр было необходимо идентифицировать.

Каждый слайд в Каталоге Simonsen обозначается официальным номером, состоящим из буквы или цифры, а затем через косую черту — второй цифры. В немногих случаях включается и номер слайда Hustedt, если этот номер дан в протологе. В этом же разделе Simonsen отмечает трудности, возникавшие, когда голотип не был точно обозначен Hustedt; эти случаи Simonsen оговаривает и указывает лектотип (это сделано почти в 50 % случаев). Как он справедливо отмечает, здесь очень важно было проведение всей работы одним лицом, что обеспечивало применение единых критериев.

Последний из общих разделов — библиография работ F. Hustedt. с (7—17), наиболее подробная по сравнению с ранее опубликованными. Она включает и его исследования, помещенные в работах других ученых. Весь список содержит 180 пронумерованных работ (три обозначены буквой А). Работы, не содержащие новых видов, обозначены звездочкой при номере.

Собственно каталог типов диатомовых, описанных F. Hustedt, содержит сведения почти о 2 тыс. таксонов диатомовых водорослей, расположенных по соответствующим опусам в хронологическом порядке. Сначала дается краткое библиографическое описание опуса, затем в пределах каждого из опусов — описанные в нем новые таксоны в том порядке, в котором они размещены в самом опусе.

Сведения о каждом таксоне включают несколько абзацев. Первый состоит из номера таксона и данного ему Hustedt оригинального названия, на этой же строке приводится номер таблицы Атласа R. Simonsen.

Второй абзац — краткая библиографическая цитата оригинального описания вида. Если вид опубликован в Атласе A. Schmidt, далее следует короткий латинский диагноз (validating diagnosis).

Следующий абзац включает указание на голотип (или лектотип, если голотип не определен), а затем номер слайда, местонахождение по этикетке Hustedt и положение экземпляра по индексу «искателя». В отдельных случаях имеются построенные по этому же плану абзацы с указанием изотипа и паратипа. В тех случаях, когда голотип не указан, вслед за абзацем, посвященным лектотипу, дается абзац с указанием изолектотипа, каждый из этих абзацев также включает номер слайда, местонахождение и положение на слайде, обозначаемые индексом «искателя». Наконец, для некоторых видов приводятся короткие примечания, касающиеся морфологии различных экземпляров и видов, синонимики, номенклатуры, цитируются пометки Hustedt на этикетках слайдов, трактуются расхождения в текстах и т. д.

В конце Каталога помещен указатель латинских названий со ссылками на страницы. Следует отметить, что и в Каталоге и в Атласе сохранены названия таксонов, данные Hustedt. В случае латинских названий, приводимых Simonsen в тексте Каталога в примечаниях к таксонам Hustedt, номер страницы в указателе сопровождается звездочкой. Иногда приводятся два номера к одному названию в связи с тем, что таксон был описан дважды или два разных таксона опубликованы под одним названием. Страницы, помеченные значком «градус», означают новые комбинации таксонов (или названий), предложенные в рецензируемой работе.

Два тома Атласа включают 772 таблицы, первый том охватывает таксоны, описанные в опусах 1—106 (т. е. работы F. Hustedt, опубликованные по 1941 г. включительно), проиллюстрированы они на таблицах 2—395; второй том — опусы 107—175 (1942—1966 гг.) и таблицы 396—772. Порядок расположения иллюстраций здесь, как и в Каталоге, — по опусам F. Hustedt. Микрофотографии увеличены в 2 тыс. раз (исключения оговорены). Почти все они выполнены при косом освещении. Для обеспечения качества печати некоторые из микрофотографий даны при увеличении в 3 тыс. раз, чтобы, как отмечает R. Simonsen, продемонстрировать структурные находки автора или позволить читателю сделать подсчеты. Фотографии соединены двойными линиями, если они изображают одну и ту же створку или теку при различном фокусе и (или) различном увеличении и (или) освещении. Одинарной линией соединены фотографии различных створок одного панциря или соединенных створок.

В легендах к таблицам перед латинским названием приводится номер фигуры на таблицах Атласа, затем цифры, обозначающие номер таксона, после названия указывается номер слайда, с которого выполнены фотографии, далее в скобках цифры, обозначающие положение створки по «искателю». На первой таблице Атласа помещены фотографии 7 слайдов F. Hustedt с этикетками. Первые три слайда приготовлены путем монтировки отдельных отобранных клеток («оловянные клетки»), следующие три — слайды с метками Hustedt, обозначающими положение видов. К последнему слайду дана и фотография указательного листка, на котором приводятся пронумерованные названия видов и схема их расположения в препарате.

Открывается собственно атлас фотографией (табл. 2) новой для науки разновидности, опубликованной F. Hustedt в 1909 г. в работе, посвященной диатомовым водорослям торфяников окрестностей Бремена. Последние по времени новые для науки таксоны (их 38) опубликованы F. Hustedt, как известно, в 1966 г., в 4-й тетради 3-й части известной сводки L. Rabenhorst по флоре тайнобрачных. R. Simonsen предостерегает читателей против употребления его Атласа без текста, отмечая, что приведенные названия экземпляров водорослей есть хустедтовские оригинальные названия, которые в настоящее время могут быть лишь синонимами. Правильные названия можно узнать только из каталога. Очень важны, по мнению R. Simonsen, дополнительные замечания, имеющиеся в каталоге, так как не все детали панциря одинаково хорошо видны на фотографиях. Именно для того, чтобы исключить возможность использования одних иллюстраций (без текста), в указателе латинских названий в конце каталога не дано ссылок на таблицы.

Очень трудно в полной мере оценить значение рецензируемого труда, являющегося, несомненно, выдающимся вкладом в ботаническую науку. Это — уникальное издание, не имеющее себе равных как по содержанию, так и по объему выполненной работы, к которому долгие годы будут обращаться диатомологи всего мира. Работа представляет собой необходимый фундамент для диатомологических исследований и позволяет диатомологам, не имеющим возможности посетить Бремерхафен, получить хорошее представление о типах таксонов, описанных F. Hustedt. Кроме того, в работах самого F. Hustedt микрофотографии были немногочисленными, между тем, как справедливо замечает R. Simonsen, ничто не может заменить впечатления от микроскопического изображения, добавим от себя — особенно от фотографий такого прекрасного качества, как в рецензируемой работе, что достигнуто благодаря усилиям автора, сотрудников издательства J. Cramer и полиграфистов.

Общие разделы издания раскрывают методику работы двух крупных ученых, F. Hustedt и его ученика R. Simonsen, одного из современных ведущих диатомологов, и демонстрируют глубину подхода последнего к обработке научного наследия F. Hustedt. Этот труд представляет также прекрасный образец бережного отношения к научному наследию ученых, доказывает результативность организации небольших, активно работающих научных музеев по отдельным разделам ботаники, которые оказывают неоценимую практическую помощь ученым.

Н. И. Караева, С. К. Джафарова.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 22 III 1989.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 : 502.75

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Зеленая книга Украинской ССР / Под общ. ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — Киев: Наук. думка, 1987. 216 с. Т. 1950. Ц. 4 р.

V. I. MELNIK. (*A REVIEW*). THE GREEN BOOK OF THE UKRAINIAN SOVIET SOCIALIST REPUBLIC. 1987

После завершения инвентаризации редких видов флоры СССР, союзных республик и отдельных регионов, составления общесоюзной, республиканских и региональных «Красных книг» актуальной задачей в области охраны растительного мира является учет и регистрация редких растительных сообществ и составление «Зеленых книг». Рецензируемая монография составлена группой сотрудников Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР: Ю. Р. Шеляг-Сосонко, С. М. Стойко, Я. П. Дидухом, Д. В. Дубыной, Т. Л. Андриенко, В. С. Ткаченко, Л. Г. Безусько, и является первой в нашей стране республиканской «Зеленой книгой».

В «Предисловии» авторы обосновывают необходимость инвентаризации фитоценофонда и указывают на значение «Зеленых книг» для решения конкретных задач в области охраны природы.

В кратком «Историческом очерке охраны фитоценофонда» рассмотрены важнейшие достижения в деле охраны фитоценофонда в СССР и странах Средней Европы. Авторы отмечают, что в нашей стране проблема охраны фитоценофонда стала обсуждаться на ботанических конференциях и симпозиумах, начиная с 60-х годов. Можно было бы указать, что впервые эта проблема была поставлена в 1903 г. на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей, где с докладом на тему «О сохранении участков растительности, интересных в ботанико-географическом отношении» выступил первый президент русского ботанического общества И. П. Бородин.

Большой интерес представляет анализ публикаций ботаников социалистических стран Европы, посвященных охране фитоценофонда. Список этих работ можно дополнить фундаментальной сводкой охраняемых сообществ Польши (Czubiński et al., 1977).

В главе «Основные аспекты и теоретические основы охраны природной среды и ее фитоценофонда» вкратце рассмотрены экологический, генетический, эволюционный, социальный, демографический, международный и политический аспекты охраны природы, подчеркнута роль В. И. Вернадского в создании теоретических основ охраны окружающей среды.

В главе «Принципы выделения и оценка редких, исчезающих и типичных растительных сообществ» приведены принципы категоризации раритетных сообществ. Предложенная С. М. Стойко интегральная оценка редких фитоценозов уже находит широкое применение не только на Украине, но и далеко за ее пределами.

В главе «История развития фитоценофонда Украины» кратко и четко изложены основные этапы развития растительности республики, в историческом аспекте затронуты вопросы антропогенных воздействий на природную среду. Теоретические положения главы аргументированы палинологическими и ботанико-географическими данными. Впрочем, с трактовкой некоторых частных вопросов вряд ли можно согласиться. Так, вызывает сомнение утверждение о том, что похолодание климата во время валдайского оледенения вызвало миграцию из Карпат в равнинную часть Украины *Astrantia major* L. Этому противоречит экология вида. Опыт интродукции *A. major* в Центральном республиканском ботаническом саду в Киеве показал, что молодые растения и всходы сильно страдают и гибнут от ранневесенних заморозков, что наряду с уменьшением влажности сдерживает продвижение вида в восточном направлении. Поскольку во время валдайского оледенения климат равнинной части Украины был более континентальным и холодным по сравнению с современным (Герасимов, Марков, 1941), общая экологическая обстановка на Украине в то время ни в коей мере не благоприятствовала миграции *A. major* с Карпат на равнину.

В главе «Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества», которая является основной, описаны лесные, кустарниковые и кустарничковые, степные, луговые, болотные и водные сообщества, всего 127 синтаксонов различного ранга. Для каждого синтаксона указаны мотивы и категории охраны, отмечены общее распространение и распространение в УССР, охарактеризованы экологические условия и приведены синтаксономический и видовой составы, строение и флористическое ядро сообществ, отмечены факторы, вызывающие сокращение распространения, обеспеченность охраной и необходимые меры охраны, приведены литературные источники. Описательную характеристику синтаксонов дополняют картосхемы распространения каждого из них, а также цветные и черно-белые фотографии некоторых из них.

По нашему мнению, значительно повысили бы научную, познавательную и практическую ценность книги данные о площадях, занимаемых сообществами в республике, и конкретные рекомендации по режиму их охраны.

В этой главе обнаруживаются некоторые упущения и ошибки. Так, при описании группы ассоциаций сосновых лесов можжевельниковых ничего не сказано о распространении синтаксона в Левобережном Полесье, хотя этому посвящена специальная статья С. А. Мулярчука (1962). То же самое следует сказать и о полесских ельниках, которые не приведены для Левобережного и Малого Полесья. Неверным является утверждение о том, что ель произрастает в Полесье только как угнетенная, низкобонитетная порода, занимающая «нижний разреженный ярус (0.2—0.4) высотой 4—8 (10) м». В Полесье преобладают не низкобонитетные, а средне- и высокобонитетные (I—Ia класса бонитета) ельники, занимающие относительно большие площади (например, ельник в Литвицком лесничестве Ровенской обл., площадь 155 га). Именно ельники должны охраняться в первую очередь, а не лесоболотные сообщества с елью европейской. Вопреки мнению авторов «Зеленой книги», в полесских ельниках произрастают *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Moneses uniflora* L. и другие редкие для украинской флоры бореальные, связанные с темнохвойными ценозами виды (*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Circaea alpina* L.). В настоящее время ельники Украинского Полесья охраняются не только в Белоозерском заказнике и Шацком природном национальном парке, но и в 16 заказниках Волынской и Ровенской обл., причем некоторые из них находятся под охраной еще с 1983 г.

За исключением субформаций елово-сосновых, елово-пихтово-сосновых и пихтово-дубовых лесов из дуба скального, в книге не отражены типичные (еловые) и более редкие (пихтовые) темнохвойные леса Карпат, детально охарактеризованные в монографиях М. А. Голубца (1978) и А. И. Швиденко (1980).

Вызывает удивление отсутствие в «Зеленой книге» сведений об уникальных дубово-рододендроновых лесах (Querceta petraea/Rhododendrosa lutei), аналоги которых имеются только на Кавказе (Смык, Тимофеев, 1985), и о не менее уникальных дубово-сосновых лесах Приднепровья — ассоциации Querceto—Pinetum daphnosum и других ассоциаций с участием редчайшего вида нашей флоры — *Daphne cneorum* L. Другой вид волчеягодника *Daphne sophia* Kalen (=*D. altaica* Pall.) на Украине сохранился только в одном пункте — окрестностях с. Ефимовка Харьковской обл., где произрастает в дубовом лесу. Единственное в республике сообщество с участием этого реликта в «Зеленую книгу» не включено.

В свое время известные украинские фитоценологи Ю. Д. Клеопов и Ф. А. Гринь (1933) довольно детально охарактеризовали ассоциации дубовых, грабово-дубовых, грабовых, ясеневых, грабово-буковых, ильмовых, ольховых, ольхово-дубовых, ивовых и других лесов, в травяно-кустарничковом покрове которых доминирует, содоминирует или встречается неогеновый реликт *Euonymus nana* Bieb. К сожалению, эти уникальные сообщества в «Зеленой книге» не отражены.

Уникальные сообщества ольховых и ясеневых лесов сиреневых из *Syringa josikaea* Jack. приведены не только для Восточных и Южных Карпат, но и для Балкан. В доступной нам литературе не удалось обнаружить конкретных данных о распространении этого вида на Балканах. Очевидно, *S. josikaea* является не карпато-балканским, а карпатским эндемиком.

Распространение редких для Украины сообществ Salvineta natantis представлено на картосхеме более широко, чем распространение их эдификатора *Salvinia natans* (L.) All. в республике. В приводимых авторами литературных источниках отсутствуют данные о распространении вида и его сообществ по крайней мере в большинстве пунктов Волынского и Житомирского Полесья. Если картосхема составлена по неопубликованным данным, то это следовало бы отметить.

В «Заключении» приведены разнообразные статистические данные о синтаксонах, вошедших в «Зеленую книгу», прослежена тенденция регрессивных изменений растительного мира республики, указано на необходимость расширения заповедных объектов в республике и улучшении их структуры.

Рецензируемая «Зеленая книга» является первым опытом выделения и описания нуждающихся в охране растительных сообществ, поэтому, как указывают сами авторы, она недостаточно полно и равномерно охватывает растительность Украины. Это, однако, не снижает ее научной значимости. К сожалению, беглый обзор лесных сообществ несколько портит в общем хорошее впечатление от книги. Несомненно, что опыт составления первой в стране республиканской «Зеленой книги» окажет значительную помощь составителям «зеленых книг» других республик и регионов и уже это издание привлечет внимание широкого круга ботаников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасимов И. П., Марков К. К. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 7—27. — *Голубец М. А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1978. 262 с. — *Клеопов Ю. Д., Гринь Ф. О.* Про умови росту та історію *Evonymus nana* M. B. в Понтійській області // Вісник Київського ботанічного саду. 1933. Вып. 16. С. 103—115. — *Мулярчук С. О.* Поширення ялівцю звичайного (*Juniperus communis* L.) на Лівобережному Поліссі // Укр. ботан. журн. 1962. Т. 19, № 6. С. 97—99. — *Смык Г. К., Тимофеев В. М.* Реликтовая флора Центрального (Житомирского) Полесья УССР, ее происхождение, охрана и восстановление // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1985. Вып. 12. С. 3—15. — *Швиденко А. И.* Пихтовые леса Украины. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1980. 195 с. — *Czubiński J., Gawłowska J., Zabierowski K.* Rezerwaty przyrody w Polsce. Warszawa—Poznań: PWN, 1977. 528 s.

В. И. Мельник.

Центральный республиканский ботанический сад
АН УССР, Киев.

Получено 15 II 1988.

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.526.3 (47+57)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

ВТОРАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ВЫСШИМ ВОДНЫМ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫМ РАСТЕНИЯМ

A. I. KUZMICHEV. THE SECOND ALL-UNION CONFERENCE ON WATER AND COAST-WATER HIGHER PLANTS

Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям проходила в Борке Ярославской обл. на базе Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР. Соорганизаторами выступили Научный совет АН СССР по проблемам гидробиологии, ихтиологии и использования биологических ресурсов водоемов, Всесоюзное ботаническое общество, Всесоюзное гидробиологическое общество. В работе приняли участие 55 человек из 25 вузов и научно-исследовательских учреждений страны. На пленарных и секционных заседаниях заслушано и обсуждено 46 докладов. Вторая конференция по сравнению с предыдущей, проходившей в 1977 г. также в Борке, была полностью посвящена флоре и растительности водоемов. Был издан сборник тезисов, куда вошли около 90 работ.

На пленарных заседаниях было сделано 6 докладов. **А. П. Белавская** и **И. Л. Корелякова** сделали обзор гидроботанических работ за прошедшее десятилетие. Интенсивно проводились геоботанические и флористические обследования водоемов (основное направление), наметилась тенденция к выявлению биоценотических связей водных растений. Однако мало обобщающих работ по флоре и растительности водоемов, по продуктивности водных растений. На довольно низком уровне остаются методы исследований. **Д. А. Алиев** охарактеризовал флору и растительность высокогорных озер Большого Кавказа в пределах Азербайджана. В сложении флоры доминируют широкоареальные виды. Специфику растительности придают ценозы с участием *Cladium mariscus*, *Bolboschoenus maritimus*. **А. И. Кузьмичевым** рассмотрены особенности географии водной флоры и растительности равнинной Украины и прилегающих районов и их ценогенетические связи. По выводу докладчика, преобладающие формации гидрофильной растительности этой территории преемственно связаны с предшествовавшими миоцен-плиоценовыми флороценотипами и представляют их обедненный вариант. В докладе **И. Л. Кореляковой** и **И. М. Распопова** освещены структурные особенности флоры водоемов СССР, в состав которой авторы включают 358 видов. Флоре высших растений водоемов Туркменской ССР был посвящен доклад **Ш. Й. Когана. В. И. Матвеев** доложил о растительности водоемов Средней Волги. Ряд заявленных докладов не состоялся.

Насыщенной была работа секций. На секции флоры около половины докладов касалось региональных ее проявлений — Рыбинского водохранилища (**Л. И. Лисицына**), Куйбышевского водохранилища (**В. Г. Папченков, И. Д. Голубева, Т. Л. Шпак**), Шекснинского водохранилища (**А. Н. Краснова**), плавней Днепра и Южного Буга (**Д. В. Дубына**), водоемов Северного Казахстана (**Б. Ф. Свириденко**), Эстонии (**А. А. Мяэметс**), Жигулевского заповедника (**С. В. Саксонов**), Хоперского заповедника (**Е. В. Печенюк**). По сравнению с предыдущей конференцией большое внимание было уделено вопросам охраны и рационального использования водных растений. В этом плане примечательны доклады об охране водоемов с *Trapa natans* в Рязанской (группа авторов) и Харьковской областях (**Г. А. Черная**). О полезных растениях водоемов центрального участка БАМа шла речь в докладе **А. И. Себиной, Г. Е. Еремеевой** и **В. И. Себина**. Несколько более общие вопросы состояния и охраны водной флоры и растительности были представлены в докладах украинских исследователей — **Д. В. Дубыны** с соавторами, **Е. И. Прядко, М. Б. Шпильчака, Л. Ф. Кучерявой.** Ряд докладов касался экологии и биологии: **Г. Е. Еремеевой** — о цветении *Lemna minor* в Амурской обл., **П. В. Парфенова** — об экологии и фитоценологии *Lobelia dortmannii* и *Isoëtes lacustris* в Белоруссии, **Б. А. Трусова** — о развитии надземных и подземных побегов *Typha latifolia.* Данные о содержании тяжелых металлов в макрофитах Рыбинского водохранилища были приведены **Т. Ф. Микряковой,** о выделении аминокислот погруженными растениями — **Г. А. Лукиной.** Интерес и положительное отношение вызвала программа изучения флоры водоемов Средней России, предложенная **А. В. Щербаковым.**

На секции фитоценологии и продукционных процессов более половины докладов были посвящены характеристике растительности отдельных водоемов — восточной части Финского залива (**Л. И. Корелякова, К. В. Волков**), устья Днепра и Днепровско-Бугского лимана (группа авторов), Шекснинского водохранилища (**А. И. Кузьмичев**), Рыбинского водохранилища (**Г. Ф. Ляшенко**), бассейна р. Воронеж (**К. Ф. Хмелев, Н. Ю. Хлызова**), дельты Волги (**В. В. Громов**), р. Сыр-Дарьи (**И. И. Юнусов**), р. Солоницы в Ярославской обл. (**В. В. Богачев**), коллекторной сети Голодной степи (**С. Е. Келдибеков**), Каракумского канала (**Т. Б. Ротару**). Динамика водной растительности рассматривалась на примере Куйбышевского водохранилища (**В. Г. Папченков, И. Д. Голубева**), Белорусского Поозерья (**В. П. Мартыненко**), оз. Неро (**И. В. Довбня**). Количественная оценка динамики вод, представляющей существенный экологический фактор в формировании фитоценозов макрофитов, дана **И. М. Распоповым** и **О. Н. Доценко.** Продукционные процессы освещены **И. Д. Голубевой** и **Т. Л. Шпак** (Куйбышевское водохранилище), **С. П. Мельник** (Шацкие озера на Украине). О применении флористических критериев при выделении некоторых сообществ водных растений Литвы было доложено **З. В. Синкявичене.** Небезынтересно отметить, что вопросы классификации водной растительности на этой и предшествующей конференциях если и затрагивались, то не в столь дискуссионной форме, как в геоботанике. По-видимому, это связано с грузом традиций, а также и с тем, что применение флористических критериев для описания растительности водоемов по существу приводит к выделению тех же единиц, что и отечественными методами, основанными на доминантах. Слабо разработанный вопрос районирования водоемов по характеру растительности был поднят **Б. А. Барановским** на примере Запорожского водохранилища. Типизация озер Литвы по степени зарастания и другим количественным показателям была доложена **В. В. Стяпанавичене.** Влияние *Eichhornia crassipes* на интенсивность очистки сточных вод рассмотрено **С. Е. Келдибековым** с соавторами.

На дискуссиях, нередко носивших острый полемический характер, вскрывались многие «болевые» точки отечественной гидроботаники. Почти половина докладов представляет кадастровые (в ботаническом отношении) характеристики водоемов, что говорит о затянувшемся в СССР «описательном» периоде гидроботаники. Конечно, в этом сказывается фактор обширности территории и малочисленности самих кадров специалистов по этой группе растений. Однако для сравнительно хорошо изученных районов, например европейской части СССР, уже достаточно материалов для обобщающих сводок по географии и экологии водной растительности, поведения видов в ареале. Отмечалась громоздкость и неоправданная усложненность понятий и терминов, особенно жизненных форм гидрофитов. Необходим отбор основных понятий и определений. Неясным остается объем водной флоры. В связи с этим вновь встал вопрос о дифференциации понятий «водные растения» и «растения водоемов». Крайне необходимо издание сводки «Водной флоры СССР» по аналогии с двухтомной зарубежной «Süßwasserflora von Mitteleuropa» (1980—1981). Приводимые в отечественных «Флорах» и «Определителях» виды водных растений в большинстве представляют т. н. «линнеоны». Это обстоятельство ограничивает возможность более глубоких и тонких флористических исследований, так как специфика конкретных водоемов состоит еще и в распространении свойственных им форм и разновидностей. В первые годы существования водохранилищ появляется большое количество гибридных форм, но этот интереснейший материал из-за отсутствия соответствующих руководств остается «вещью в себе». Исключением остается род *Potamogeton* L., обработанный А. А. Мяэметс. Необходимо скорейшее издание библиографии отечественных работ по гидроботанике. Неоднократно и в разной плоскости ставился вопрос о предмете и задачах самой науки о высших водных и прибрежно-водных растениях, или гидроботанике, как ее иногда называют. Основными ее целями и задачами, по мнению ряда докладчиков, должно быть изучение экологии и биологии макрофитов. Эти и другие моменты нашли отражение в резолюции конференции. В нее вошла также рекомендация присылать в координационный центр в Борок региональные флористические списки и гербарный материал. В Борке в Институте биологии внутренних вод имеется единственный в нашей стране специализированный гербарий водных растений, недавно пополнившийся обширной коллекцией В. М. Катанской. В резолюции отмечается целесообразность создания при ВБО секции гидроботаники.

Следует отметить демократизм самого хода конференции, конструктивность и целенаправленность предложений. Условия Борка, окружающая его природа дали возможность широких контактов и неформального общения ее участникам, что является необходимым элементом функционирования науки.

Следующую конференцию решено провести через 4 года, а между ними — рабочие совещания по отдельным вопросам. Первое из них намечено посвятить терминологии.

А. И. Кузьмичев.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок Ярославской обл.

Получено 18 XI 1988.

УДК 002.704.31

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

ЧЕТВЕРТЫЕ ГОРДЯГИНСКИЕ ЧТЕНИЯ

E. L. LYUBARSKY, V. I. POLUYANOVA. THE FOURTH GORDYAGIN'S READINGS

С 1977 г. кафедрой ботаники Казанского университета и Казанским отделением ВБО периодически организуются Чтения имени А. Я. Гордягина.[1]

4 XI 1988 г. в Казани состоялись четвертые Гордягинские чтения. **В. В. Петров** (Московский государственный университет) выступил с докладом «Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР». Большой и содержательный материал позволил автору глубоко проанализировать состояние запасов семян в лесных почвах европейской части нашей страны и особенности функционирования «банков» семян как резервов возобновления. **С. П. Корнилов** (Ульяновский сельскохозяйственный институт) сделал доклад «Морфопараметрическая оценка жизненного состояния и продукционной деятельности некоторых однолетников в условиях агрофитоценоза». Используя приемы параметрического исследования ценотических популяций Ю. А. Злобина, автор проанализировал виталитет и продуктивность популяций ряда сорняков в естественных полевых условиях. С докладом «Рудеральная растительность Башкирского Зауралья» выступил **А. И. Соломещ** (Институт биологии Башкирского научного центра АН СССР) — представитель известной школы Б. М. Миркина. Предложен синтаксономический анализ рудеральных фитоценозов Башкирского Зауралья, проанализирована их специфика, рассмотрены оригинальные подходы к созданию флористической классификации рудеральной растительности.

Все три доклада были выслушаны с большим интересом и вызвали продолжительное конструктивное обсуждение методических основ, материала, теоретических концепций докладчиков. В заключительном слове **Е. Л. Любарский** подчеркнул тесную связь научных направлений, отраженных во всех трех докладах, с основополагающими истоками богатейшего научного наследия А. Я. Гордягина и их перспективность для развития советской фитоценологии и популяционной экологии растений.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет.

Получено 18 XI 1988.

---

[1] См. Бот. журн. 1979. Т. 64, № 1. С. 149—150; 1981. Т. 66, № 5. С. 763; 1984. Т. 69, № 7. С. 995.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571.6/64)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВБО В 1988 г.

L. N. VASILYEVA. THE PRIMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1988

Общим собранием 25 II 1988 г. был избран новый состав Совета Приморского отделения (ПО) ВБО. В него вошли Азбукина З. М., Баркалов В. Ю., Васильева Л. Н. (ученый секретарь), Ворошилова Г. И., Журавков А. Ф., Коркишко Р. И., Крылов А. Г., Манько Ю. И. (зам. председателя), Пробатова Н. С., Селедец В. П., Харкевич С. С. (председатель совета), Христофорова Н. К., Черданцева В. Я. (казначей). Ревизионная комиссия была избрана в составе Бойко Э. В., Бункиной И. А., Комаровой Т. А., Петропавловского Б. С. (председатель), Стародубцева В. Н.

В настоящее время ПО ВБО насчитывает 130 человек. Членами-коллективами являются Биолого-почвенный институт (БПИ ДВО АН СССР), Ботанический сад ДВО АН СССР, Тихоокеанский институт географии (ТИГ ДВО АН СССР), Горно-таежная станция (ГТС ДВО АН СССР) и Сихотэ-Алинский государственный биосферный заповедник.

Этот год для ботаников, в том числе приморских, ознаменован крупным событием: многие из них приняли участие в VIII Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества. Приморская делегация состояла из 21 человека, из них 14 — делегаты, 1 — приглашенный докладчик и 6 гостей.

Приморские ботаники выступили на съезде с докладами, активно участвовали в обсуждении материалов съезда и экскурсиях, собрали ценный гербарий по низшим и высшим растениям. Специальное собрание ПО ВБО было посвящено обсуждению работы съезда. С сообщениями выступили С. С. Харкевич, В. Я. Черданцева, Л. Н. Васильева, Н. С. Пробатова, Ю. И. Манько, А. Г. Крылов, Т. Г. Буч, А. Ф. Журавков, В. П. Селедец.

На торжественном собрании, посвященном 50-летию Приморского края, были заслушаны доклады, объединенные общей темой «Полувековые итоги и задачи ботанических исследований в Приморье». Организация Биолого-почвенного института в 1962 г. и Дальневосточного научного центра в 1971 г. сыграли важную роль в повышении уровня ботанических исследований, увеличилось число специалистов, возросла их квалификация, резко повысилась интенсивность работы.

З. М. Азбукина (БПИ) осветила итоги и задачи изучения водорослей, грибов, лишайников и мохообразных в Приморском крае. За период после Великой Отечественной войны собраны обширные коллекции, создан научный центр в этой области знаний и богатые научные фонды. По отдельным группам опубликованы монографии, в том числе имеющие прикладное значение, в частности работа, посвященная возбудителям заболеваний сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Начата подготовка многотомной сводки «Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока», первый том которой находится в печати.

С. С. Харкевич (БПИ) изложил основные итоги и задачи изучения сосудистых растений. Начало этих исследований в Приморском крае связано прежде всего с именем В. Л. Комарова. В дальнейшем осуществлялось последовательное, целеустремленное и преемственное развитие ботаники, подготовлены научные кадры, осуществлена большая работа по координации исследований. В несколько раз увеличились фонды гербария, который в дальнейшем планируется превратить в Дальневосточный гербарий стран бассейна Тихого океана. В настоящее время осуществляется, преимущественно силами приморских ботаников, издание 10-томной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», 3 тома которой вышли из печати.

В. А. Розенберг (БПИ) остановился на вопросах развития лесоведения. Дальневосточные леса, будучи объектом бесхозяйственной эксплуатации, требуют особого внимания. Современные способы и объемы лесного пользования в крае нередко выходят за экологические пределы, и всякие проекты увеличения этого объема чреваты тяжелыми последствиями не только для края, но и для всего региона. Необходимо коренным образом пересмотреть принципы лесопользования, для чего важно изучение многих проблем, в частности вопросов развития и строения древостоев, особенно после рубок и пожаров, анатомии и физиологии основных лесообразующих пород, почвозащитных и водоохранных свойств лесов и оценки их биосферного значения.

В докладе **В. П. Селедца** (ТИГ) о состоянии и задачах охраны растительного мира Приморского края говорилось о необходимости изучения, комплексного использования и охраны природы, о воспитании у жителей края природоохранных традиций и о контроле за ведомственной деятельностью. Основное решение этих задач заключается в создании заповедных территорий и памятников природы. В Приморском крае функционирует 5 заповедников, учреждено 117 памятников природы. На современном этапе развития экономики особенно остро стоит задача определения места охраняемых природных территорий в системе землепользования.

Изучение уникальных растительных богатств Приморья и Дальнего Востока в целом нуждается в существенном расширении кадров. Необходимо организовать ряд лабораторий. Собрание выразило надежду, что создание Дальневосточного отделения АН СССР даст возможность расширить ботанические исследования. Важнейшие задачи ботаников заключаются в завершении начатых многотомных сводок, в подготовке «Определителя растений Приморского края», «Красной книги растений Приморского края», в претворении в жизнь научных разработок по неистощительному лесопользованию и в обеспечении надежной охраны всего генофонда растений. Необходимо значительно усилить популяризацию ботанических и природоохранных знаний.

Как обычно, в декабре были проведены очередные Комаровские чтения. Заслушаны доклады **Т. А. Безделевой** «Морфология и систематика видов рода очиток (*Sedum*) флоры советского Дальнего Востока», **Г. М. Гуларьянца** «Таксономический состав сосудистых растений бассейна р. Рудная (Приморский край)», **Е. В. Малахи** «Географическое распространение представителей рода лютик (*Ranunculus*) на советском Дальнем Востоке», **В. М. Старченко** и **И. Г. Чувашевой** «Флора и растительность бассейна проектируемого Селемджинского водохранилища (Амурская обл.)» и **А. И. Кудинова** «Взаимоотношения „кедра“ корейского и дуба монгольского на юге Приморского края».

Вышли из печати 35-е «Комаровские чтения» и сборник «Растительный мир высокогорных экосистем СССР» (отв. ред. С. С. Харкевич) (материалы 9-го Всесоюзного совещания по флоре и растительности высокогорий, состоявшегося в 1985 г. в пос. Сосновка Елизовского р-на Камчатской обл.).

Два общих собрания ПО ВБО были посвящены памяти ведущего карполога СССР Р. Е. Левиной и объединены темой «Вопросы карпобиологии на советском Дальнем Востоке». Они превратились в небольшое региональное совещание по вопросам карпологии, на котором были заслушаны доклады **Г. И. Ворошиловой** «Итоги изучения семян дальневосточных представителей семейства Сосновые», **В. А. Недолужко** «Некоторые морфологические признаки плодов — ценные для систематики рода *Salix* L.», **Э. В. Бойко** «Ультраструктура поверхности семянок дальневосточных представителей трибы *Inuleae* сем. *Asteraceae*», **Л. И. Васиневой** и **М. Н. Абанькиной** «Сравнительная анатомия семенной кожуры и ультраструктура поверхности семян некоторых видов рода *Dianthus* L.», **Т. Г. Буч** «Ультраструктура поверхности семенной кожуры представителей подсемейства *Maloideae* сем. *Rosaceae*» и **Т. А. Комаровой** «Изучение запасов всхожих семян в почве послепожарных лесных сообществ».

Н. И. Золотухин сделал интересное сообщение о растительном мире Алтайского государственного заповедника. Заповедник занимает ключевое положение на стыке горных систем Саян, Алтая, Тувы и Шории, что обусловливает большое разнообразие сосудистых растений, видовой состав которых насчитывает около 1500 видов. Докладчик применил интересный подход к изучению и инвентаризации флоры, заключающийся не в простой регистрации и составлении списка видов, а в попытках выяснить иерархию элементов флоры, распределение видов по экотопам и по всей территории заповедника с учетом специфики горных условий. Этот важный подход позволяет наметить стратегию охраны природных комплексов после выделения флористических ядер и создать природоохранную систему. Распространение ряда растений и некоторых насекомых заповедника показывает древние связи между Алтаем и Дальним Востоком. Продолжение исследований в этом направлении с привлечением самых разнообразных групп живых существ интересно как в научном плане для выяснения биогеографических и исторических вопросов формирования флоры, так и в плане развития сотрудничества между дальневосточными и сибирскими ботаниками.

С докладом «О признаках и видах» выступил **Д. Д. Басаргин** (Тихоокеанский институт биоорганической химии — ТИБОХ ДВО АН СССР). Были затронуты вопросы классификации признаков, использования различной терминологии, возможности взвешивания признаков, явления гетеробатмии, использования закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в систематических исследованиях, нумерической систематики и математических методов в биологии. Рассмотрены четыре группы видов как «генофенетические системы», различающиеся степенью генетической замкнутости. Высказано мнение, что следующий этап развития систематики — это «синкретическая таксономия», в задачи которой входит создание генофенетики, т. е. объединение генетики и фенетики, существующих в настоящее время отдельно.

Е. Н. Харитонова (ТИГ) представила общему собранию доклад на тему «Растения советского Дальнего Востока, вызывающие поллинозы». В связи со значительным ростом аллергических заболеваний во всем мире вызывает интерес изучение аллергенов, особенно растительного происхождения, в первую очередь — пыльцы растений. Попадание в организм человека пыльцы некоторых видов растений может приводить к поллинозу — болезненной реакции от легкого отека слизистых или кратковременного насморка до тяжелого дерматита или изнуряющей бронхиальной астмы. Реальную опасность представляют ветроопыляемые растения, производящие большое количество легкой и мелкой пыльцы. К таким растениям относятся древесные породы из семейств березовых, ивовых, буковых, маслиновых, а из травянистых — мятликовые, маревые, астровые. Поллинозные свойства растительности должны учитываться при рекреационной оценке территории. Не рекомендуются концентрированные массовые посадки растений — источников пыльцевых аллергенов (однопородные аллеи из берез, тополей, ясеней, вязов). Скашивание газонов должно производиться до цветения злаков. Необходимо шире вовлекать в озеленение такие виды, как рябина, яблони, каштаны. Правильное решение проблем ландшафтной архитектуры имеет не только экономическое, экологическое, эстетическое значение, но и социальное, поскольку от него зависит здоровье населения.

Председатель ПО ВБО **С. С. Харкевич** (БПИ) поделился впечатлениями о работе XIV Международного ботанического конгресса в Западном Берлине, **В. В. Якубов** (БПИ) — о работе III Всесоюзной школы-семинара по сравнительной флористике, состоявшейся в г. Кунгур (Пермская обл.), **М. В. Суховеева** (Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО) — о круизе по Средиземному морю.

Заключительное собрание в 1988 г. было посвящено необычной теме — «Растения в изобразительном искусстве». Интересную лекцию с показом цветных диапозитивов, отражающих сокровища мировой живописи, на которых изображены растения, прочла научный сотрудник Приморской картинной галереи **М. Э. Куликова.**

Всего в 1988 г. было проведено 8 общих собраний ПО ВБО, на которых заслушано 29 докладов и сообщений.

Л. Н. Васильева.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 16 I 1989.

В КАЗАНСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

E. L. LYUBARSKY, V. I. POLUYANOVA. IN THE KAZAN BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Казанское отделение ВБО и кафедра ботаники Казанского университета 27 февраля 1980 г. провели в Казани торжественное собрание, посвященное 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки Татарской АССР, доктора биологических наук, профессора Владимира Исааковича Баранова, много лет руководившего кафедрой ботаники Казанского университета (КГУ).

С докладами и воспоминаниями о В. И. Баранове выступили его ученики и коллеги по работе. Основной доклад «Жизнь и деятельность В. И. Баранова» сделала доцент кафедры ботаники КГУ Н. Г. Афанасьева. Она подробно рассказала о многогранной и плодотворной деятельности В. И. Баранова — ботаника, педагога, путешественника, художника, поэта, гражданина. Доцент кафедры ботаники КГУ В. Т. Шаландина, выступившая с докладом «В. И. Баранов — геоботаник», рассказала об исследованиях В. И. Баранова, посвященных изучению растительности Западной Сибири, Алтая, Западной Монголии, Татарии, всегда связанных с решением различных народнохозяйственных проблем. Доклад «Исследования В. И. Баранова в области болотоведения» был сделан доцентом кафедры ботаники КГУ Н. П. Арискиной, которая осветила работы В. И. Баранова по изучению больших массивов болот Васюганья, обследованию торфяных болот Татарии и исследованию болот зоны затопления будущего (тогда) Куйбышевского моря. «Палеоботанические исследования В. И. Баранова» — тема доклада доцента кафедры ботаники КГУ К. В. Николаевой. Палеоботанические сводки В. И. Баранова по верхнемеловой и третичной флоре СССР особенно широко известны и в нашей стране, и за рубежом.

Затем с воспоминаниями о В. И. Баранове выступили заместитель директора ВНИИ геологии нерудных материалов У. Г. Дистанов, старший научный сотрудник Института океанологии АН СССР С. А. Сафарова, доцент Казанского сельскохозяйственного института Л. З. Мешкова, доцент кафедры зоологии беспозвоночных КГУ Н. А. Порфирьева, заведующий кафедрой ботаники КГУ профессор Е. Л. Любарский, дочь В. И. Баранова — Т. В. Златоустова — и многие другие. Были зачитаны теплые письма учеников В. И. Баранова, присланные в адрес оргкомитета по подготовке собрания. Звучали собственные стихи В. И. Баранова и любимые им стихи других авторов. Участники собрания познакомились с большим циклом учебных таблиц, созданных собственными руками В. И. Баранова и поныне активно используемых в учебном процессе на кафедре ботаники университета; с обширной картинной галереей, созданной В. И. Барановым как художником-натуралистом, отразившим в своих картинах растительность прошлых эпох и современный растительный мир в большом географическом диапазоне; а также с многочисленными «каменными» экспонатами Палеоботанического музея, созданного В. И. Барановым на кафедре ботаники КГУ.

Много добрых и теплых слов было сказано о выдающемся ученом — ботанике, художнике и поэте, неутомимом путешественнике, прекрасном педагоге и большом человеке Владимире Исааковиче Баранове.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет.

Получено 13 IV 1989.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 061.2 : 58

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧЕНИЯ О РАБОТЕ ВБО

V. B. KASINOV, S. I. ZARUBIN. SOME REMARKS ON THE WORK OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Уважаемые коллеги!

Наши впечатления от прошедшего Делегатского съезда, отразившего состояние ботанической науки в СССР, преобразовались в некоторые мысли и предложения, которые хотелось бы вынести на обсуждение.

Чрезвычайно содержательные, объективные доклады А. Е. Васильева, В. Н. Тихомирова и др. на пленарном заседании показали, что среди наиболее авторитетных ботаников страны существует понимание как задолженности ботаников перед наукой, так и задолженности самой ботанической науки перед обществом. Причины этого бедственного положения находятся, разумеется, вне ботаники и вообще вне науки, но отнюдь не в стороне от людей, занимающихся наукой. Многолетний невежественный, лицемерный и злобный тоталитарный режим деформировал личностные качества многих ученых, породив множество пороков, в частности конформизм, робость, келейность, безынициативность, профессиональную узость — если говорить о наиболее терпимых. А что сказать о таком далеком от научного духа эмоциональном всплеске, как коллективное заявление членов украинской делегации, оглашенное на заключительном заседании? Из него видно, что ученые товарищи не видят различия между научным сообщением, которое по сути интернационально и должно публиковаться на наиболее используемом в научном мире языке (английском), и романом или оперой, красота которых может быть полностью постигнута только при сохранении национального языка и колорита.

В настоящее время многие из числа тех, кто ранее не мог или не хотел открыто высказываться, выражают озабоченность состоянием дел и провозглашают благородные цели, так что ситуация в целом дает шанс для возрождения ВБО в качестве активной социальной силы.

Вносим на обсуждение следующие предложения.

1. Предлагаем отказаться от гигантомании и сделать Делегатский съезд менее многочисленным (160—200 человек), но проводить его чаще (1 раз в 2 года) и сделать его более эффективным. Для этого необходимо дать научным сообщениям не более 50 % времени, причем в форме детальных докладов по немногим самым актуальным вопросам с обязательным обсуждением. Никаких секционных «посиделок» — для этого есть конференции! Остальное время уделять общественно-политическим проблемам, требующим вмешательства ботаников (здравоохранение, просвещение, защита природы, землепользование, информация и многое другое). Обсуждать на съезде — и достаточно подробно — законодательные инициативы.

Научная и общественно-политическая программы съезда должна публиковаться не менее чем за 4 месяца до его открытия, чтобы их можно было всесторонне обсудить на местах.

2. Предлагаем упростить структуру руководства и объединить функции Президиума и Совета ВБО в одном органе, сохранив за ним название «Совет ВБО». Ограничить его состав числом 24 (не более 30) человек, половину которого выбирает непосредственно съезд, а другую половину назначают президент и два вице-президента по взаимному согласию, т. е. на

основе консенсуса, причем необязательно из числа делегатов съезда. Самих же президента и вице-президентов выбирают делегаты съезда прямым тайным голосованием при непременном условии, что кандидаты на эти должности выступают с программой задач и действий ВБО на предстоящие два года. Президентом и вице-президентами становятся те трое из списка кандидатов, которые заняли первые три места по числу голосов делегатов.

Предлагаемые структуры и процедуры вытекают из того, что ВБО является не только общественной, но и научной организацией; в науке же истина не определяется большинством голосов. Поэтому демократически избранный триумвират должен иметь право активно влиять на научную деятельность через назначение половины членов Совета ВБО. Гарантиями от возможных ошибок будут принцип консенсуса и небольшой срок полномочий Совета и президента с вице-президентами (2 года). Очень желательно начинать выдвижение кандидатов на эти должности и обсуждение их программ задолго до съезда на страницах «Ботанического журнала».

3. Требует кардинального улучшения работа главного печатного органа ВБО — «Ботанического журнала». Самая главная беда — содержание статей. Подавляющее большинство из них чрезвычайно узкоспециальны и просто идеально пригодны для такой формы публикации, как депонированная статья или препринт. Редколлегия, видимо, считает, что она обязана публиковать абсолютно все, что попадает в ее портфель, если только имеются положительные рецензии. Это, на наш взгляд, заблуждение. Редколлегия должна проводить активную научную политику, практикуя заказные статьи и обзоры, оригинальные, нетривиальные и дискуссионные материалы, а не заполнять страницы бесконечными списками видовых названий и прочей лингвистикой, представляющей интерес для немногих узких специалистов по тому или иному частному вопросу. Пересмотр портфеля редакции с этой точки зрения позволил бы отклонить не менее 70 % рукописей, которые могли бы найти своего читателя другими путями.

Помимо радикального обновления самой тематики, в которой должны найти отражение позиции ботаников по актуальным вопросам охраны и защиты растительного мира страны, теоретическая морфология и многое другое, вносим еще три предложения. Во-первых, покончить с анонимным рецензированием. Редакция вправе не публиковать статью даже при наличии положительной рецензии, и авторы должны это понять. Но если препятствием для публикации служит не принципиальная позиция редакции, а только отрицательный характер рецензии, то автор имеет право на личную встречу и дискуссию с оппонентом в присутствии арбитра — члена редколлегии.

Во-вторых, не только разрешить, но и поощрить публикацию статей отечественных авторов на английском языке с русским резюме (например, публиковать такие статьи вне очереди). Это не только способствовало бы преодолению языкового барьера и нашей языковой изоляции, но и подняло бы общий уровень тех, кто читает «Ботанический журнал» или пишет для него.

В-третьих, предлагаем публиковать информацию, касающуюся повседневных дел и забот ботаников: о вакансиях в научных учреждениях или вузах, а также сведения о специалистах, ищущих работу; о деятельности обществ защиты природы; о проблемах озеленения городов; вообще не только о потерях, но и о приобретениях науки и жизни. Журнал должен стать интересным.

Письмо обсуждено и одобрено на собрании членов Тюменского отделения ВБО 23 XI 1988 г.

В. Б. Касинов, С. И. Зарубин.

Тюменское отделение ВБО.

Получено 29 XII 1988.

Указатель «Ботанического журнала», т. 74 (1989)

VIII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (Алма-Ата, 1988 г.)

Абдулин А. А. Приветствие VIII Делегатскому съезду Всесоюзного ботанического общества 8 1073
Байтулин И. О. Успехи ботаники в Казахстане 8 1075
Бондарцева М. А. Царство грибов и его положение в системе органического мира 8 1084
Васильев А. Е. Состояние и перспективы развития структурной ботаники (цитологии, анатомии, эмбриологии, морфологии) 8 1090
Василевич В. И. Современные представления о растительном сообществе . . . 8 1100

Обзорные статьи

Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитосоциологической школе Браун-Бланке 11 1545
Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений 2 137
Войтенко В. Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология 3 281

Оригинальные статьи

Баранова М. В. Онтогенез видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) и его закономерности . 12 1689
Бухало М. А. Систематическая структура аборигенной флоры областей Центрального Черноземья в связи с его флористическим районированием . 5 638
Веретенников А. В., Косиченко Н. Е., Попова В. Т. Формирование анатомической структуры семядолей всходов *Fraxinus lanceolata* (*Oleaceae*) и *Robinia pseudoacacia* (*Fabaceae*) в связи с их запасающей и ассимиляционной функциями 9 1258
Войтенко В. Ф. Типология и эволюция форм гетерокарпии в трибе *Lactuceae* (*Asteraceae*) 9 1241
Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о Врангеля) 5 669
Голубев В. Н. К изучению эколого-биологической структуры растительных сообществ (на примере дубово-можжевеловых лесов Южного берега Крыма) 8 1140
Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии 6 794
Громыко Д. В. Древесины миоценовых *Taxodiaceae* из урочища Компасский Бор в Западной Сибири 4 457
Дубына Д. В. Флора плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья и ее структурно-сравнительный анализ 11 1559
Заславская Т. М., Петровский В. В. К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) 2 168

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений	6	769
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах	1	14
Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки	10	1401
Корнюшенко Г. А. Актуальные вопросы экологического изучения пластидных пигментов	7	921
Кузнецов О. Л. Анализ флоры болот Карелии	2	153
Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов	5	614
Лютова М. И., Каменцева И. Е., Семенова Л. В., Шаркова В. Е. Изучение внутривидовой температурной адаптации некоторых клеточных функций и ферментов *Triticum aestivum* (*Poaceae*)	10	1433
Мазуренко М. Т., Москалюк Т. А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (*Salicaceae*) в Магаданской области	5	601
Миркин Б. М. Еще раз об организмизме в фитоценологии	1	3
Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Эмбриология видов рода *Convolvulus* (*Convolvulaceae*). Развитие семяпочки и семени	8	1108
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из класса *Liliopsida*	12	1701
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* и *Asteridae*	5	651
Орел Л. И., Семенова Е. В. Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (*Fabaceae*)	4	467
Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*)	7	932
Пожидаев А. Е. Строение экзины пыльцевых зерен семейства *Lamiaceae*	10	1410
Потёмкин А. Д. Печеночные мхи арктических тундр Ямала	6	806
Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири)	1	22
Ребристая О. В., Шмидт В. М. О константах пространственного разнообразия и удельного уровня видового богатства флор (на примере конкретных флор Ямала)	11	1584
Розенберг Г. С. Анализ цитируемости работ отечественных геоботаников	7	941
Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (*Ericaceae*) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу	9	1279
Седельникова Н. В., Лащинский Н. Н., Лузанов В. Г. Эпифитные лишайники черневых лесов Салаира (Алтае-Саянская горная система)	11	1572
Тарасевич В. Ф. Ультраструктура пыльцевых зерен рода *Anthurium* (*Araceae*) в связи с систематикой	3	314
Удра И. Ф. Характер, типы и основные пути миграций семенных растений	10	1423
Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Устинов В. М. Первые данные о раннеголоценовой флоре и растительности острова Большой Ляховский (Новосибирский архипелаг)	6	782
Ходачек Е. А., Соколова М. В. Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлегова)	9	1267
Чупов В. С. О филогенетических взаимоотношениях некоторых таксонов сростнолепестных растений (*Sympetalae*) класса двудольных (*Magnoliopsida*)	8	1129
Штефырца А. Г. Представители родов *Myrica*, *Carya*, *Punica* и *Periploca* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия)	11	1552
Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климов Г. А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область)	12	1711
Юрцев Б. А. Плакорные арктические тундры острова Врангеля (окрестности бухты Сомнительной)	3	298
Ястребов А. Б. Влияние ив на травянистый покров луга	4	476

Ястребов А. Б. Формирование ивами пространственной структуры травянистого покрова 5 627

Сообщения

Абражко М. А. К характеристике роста подроста ели в субклимаксовых сообществах 6 885
Антипина Г. С. Почвенные водоросли луговых фитоценозов 10 1482
Артюшенко З. Т., Николаева А. Ф. Два типа семенного размножения у *Amaryllidaceae* 7 972
Бардунов Л. В. Основные аспекты применения мохообразных 3 406
Басаргин Д. Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea amurensis* (*Asteraceae*) 4 492
Бенидзе Т. И. Изменение формы листьев *Hedera caucasigena* (*Araliaceae*) в зависимости от влажности субстрата 4 489
Болховских З. В. Цитологическое исследование нескольких популяций *Ornithogalum obconicum* (*Liliaceae*) с территории Армянской ССР 11 1612
Борисова И. В., Верник Р. С., Норбобаева Т. Некоторые биологические особенности *Hypericum scabrum* (*Hypericaceae*) в Западном Тянь-Шане 7 982
Боч М. С. О болотах лесной полосы Кольского полуострова 12 1747
Бочанцев В. П. Что такое *Salsola pachyphylla* auct. (*Chenopodiaceae*) из Китая 9 1301
Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А. Реакция *Metasequoia glyptostroboides* (*Taxodiaceae*) на изменения тепло- и влагообеспеченности в Ленинграде 9 1323
Васильченко Т. И. Ценопопуляции неморальных видов в условиях рекреационной дигрессии 8 1165
Виноградова К. Л. Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии 9 1291
Гавриленко И. Г., Горовой П. Г. О распространении *Thalictrum yesoense* (*Ranunculaceae*) в СССР 10 1462
Ганнибал Б. К., Ловелиус Н. В., Халимов А. Динамика радиального прироста *Juglans regia* (*Juglandaceae*) в Западном Дарвазе (Таджикистан) 2 227
Гендельс Т. В. Строение проводящей системы узла и черешка в аспекте морфогенеза листа древесных двудольных 8 1154
Голубова Е. Ю., Беркутенко А. Н. Флора и растительность острова Талан (Охотское море) 9 1302
Грабовик С. И. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения 12 1757
Григорьева В. В. О диморфизме пыльцы некоторых дистильных видов рода *Linum* (*Linaceae*) 1 65
Грушин А. А., Ивакин А. П. Систематическое положение *Malus niedzwetzkyana* (*Rosaceae*) по данным изучения изопероксидаз 2 189
Данелия И. М. К кариосистематике некоторых кавказских представителей рода *Tulipa* (*Liliaceae*) 2 193
Даушкевич Ю. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Биометрическое изучение изменчивости в комплексе *Bupleurum longiradiatum—B. sachalinense* (*Umbelliferae—Apioideae*) 8 1171
Демьянов В. А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (*Pinaceae*) 9 1309
Докучаева В. Б., Романовский С. С., Беркутенко А. Н. К флоре и растительности заповедника «Магаданский» (Магаданская область, бассейн реки Челомджа) 6 877
Жиляев Г. Г., Царик И. В. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат 1 88
Журавлев Ю. Н. Влияние водорастворимых веществ хвойного соснового опада на развитие почвенных водорослей в лесных биогеоценозах 12 1769

славская Т. М. Очерк растительности тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка) 11 1634

эбиров Р. Р. Почвенные водоросли железнорудных отвалов Южного Урала 2 208

азарян В. О., Оганян А. С. Влияние затемнения стеблей на жизнедеятельность растений *Helianthus annuus* (*Asteraceae*) 8 1160

Камелин Р. В., Токмачева Н. Д., Халимов А. *Calophaca grandiflora* (*Fabaceae*) в растительном покрове Придарвазья 5 702

Камелина О. П., Жинкина Н. А. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). Развитие мужских эмбриональных структур 9 1293

Карпухина Е. А. Экотопологическая структура флоры средней части бассейна р. Нюды-Адлюр-Епоко (северо-запад Тазовского полуострова) 3 387

Клочкова Н. Г., Селиванова О. Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (*Palmariales*, *Rhodophyta*) в дальневосточных морях СССР 7 953

Кожевников А. Е. Особенности высокогорной флоры хребта Крюки и необходимость создания на нем Центрально-Камчатского заказника 3 368

Коротков К. О., Морозова О. В. Бриофлора Валдайского лесничества (Новгородская область) 3 395

Костылев А. В., Ткаченко В. С. Кустарниковая растительность северо-западного Причерноморья 2 238

Кузьмичев А. И., Краснова А. Н. Флора и растительность озер Северо-Двинской водной системы 3 358

Кузяхметов Г. Г. Распределение водорослей в фитогенном поле *Festuca valesiaca* (*Poaceae*) 2 216

Кумахова Т. Х., Меликян А. П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов *Malus domestica* (*Rosaceae*) 3 328

Куркин К. А., Левицкая Г. Е. Опыт экологической классификации пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологической классификации (по частям поймы) 3 373

Левин Г. Г. Опыт количественной оценки возрастных изменений листьев *Syringia josikaea* (*Oleaceae*) по динамике их устойчивости к дефициту и избытку влаги в течение периода вегетации 1 72

Липаева Л. И. К анатомии лепестков покрытосеменных растений 6 826

Лобжанидзе В. Э. Влияние экологических условий на продолжительность деятельности камбия и формирование древесины *Hippophaë rhamtnoides* (*Elaeagnaceae*) 6 840

Лопатин В. Д. О генетическом принципе классификации растительности . . . 8 1176

Лупикина Е. Г. Видовой состав диатомовых водорослей донных отложений озера Горячего (остров Кунашир) 6 852

Мельник В. А. Дополнительные сведения о коллекции низших растений, собранной В. И. Полянским в Китае в 1957 г. (дейтеромицеты) 7 1029

Мельник В. И. Сообщества *Quercus petraea* (*Fagaceae*) в Полесье 7 1011

Михайлова Н. Ф., |Тарасов А. В.| К вопросу о характере зарослей бодяка полевого (*Cirsium arvense*, *Asteraceae*) 4 509

Михайлова С. И. Морфология и анатомия *Bupleurum multinerve* (*Apiaceae*) на Алтае 10 1455

Молотковский Ю. И., Кинзикаева Г. К., Кочкарева Т. Ф. *Salsola pulvinata* (*Chenopodiaceae*) — эндемичный вид во флоре Памиро-Алая 10 1464

Мордвинов А. Н. Находка *Pohlia nutans* (*Bryaceae*) с тератологическими изменениями спорогонов 5 699

Морозов В. В., Кулиев А. Н. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала 3 339

Мухтарова Ш. Д. Род *Cymbella* в водоемах южного склона Большого Кавказа 1 48

Мыльников А. П. Тонкое строение и систематическое положение *Histiona aroides* (*Bicoecales*) 2 184

Мякушко В. К., Бумар Г. И. Род *Diphasiastrum* (*Licopodiaceae*) в Полесском государственном заповеднике (Житомирская область, УССР)	7	963
Назарова Э. А. Кариологическое и палинологическое изучение кавказских представителей рода *Sonchus*	1	53
Науялис И. И. Организация популяции гаметофитов папоротников	7	994
Науялис И. И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе	6	844
Нерсесян А. А., Назарова Э. А. Кариосистематическое изучение *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*)	6	837
Николаев В. Я. *Hieracium muricellum* (*Asteraceae*)	1	47
Николаевская Т. С. Строение эпидермы цветковых чешуй некоторых видов злаков в сканирующем электронном микроскопе	5	684
Осипов С. В. Эколого-ценотические особенности флоры мезокомплекса авлая хребта Ям-Алинь (Амуро-Удское междуречье)	3	350
Паланов А. В. О роде *Hylotelephium* (*Crassulaceae*)	1	43
Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Топорский В. Н. Содержание стронция и рубидия в городских растениях	4	528
Петрова Л. Р., Ляховкин А. Г. Анатомо-морфологические особенности зеленых частей соцветия *Oryza sativa* (*Poaceae*)	2	200
Петровский В. В., Плиева Т. В. Растительные сообщества с *Caragana jubata* (*Fabaceae*) на севере Якутии	2	233
Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Corvallaria majalis* (*Convallariaceae*)	12	1724
Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) и *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*)	11	1598
Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка *Ulmus laevis* (*Ulmaceae*)	10	1450
Плющ Т. А. Электронно-микроскопическое наблюдение спермиев в зародышевом мешке *Calanthe vestita* (*Orchidaceae*) и *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*)	3	325
Плющ Т. А., Банникова В. П. Ультраструктура зародышевого мешка и оплодотворение у *Adoxa moschatelliana* (*Adoxaceae*)	1	59
Погосян А. И. Цитотаксономическое изучение *Allium callidictyon* (*Alliaceae*)	6	830
Полежаев А. Н., Беркутенко А. Н. К флоре и растительности бассейна реки Великой (Чукотский автономный округ)	1	80
Проскурин К. П. Об олигоценовой флоре деревни Чунь-Чеж в Свердловской области	5	680
Пунина Е. О. Кариологическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) при помощи дифференциального окрашивания хромосом методом Гимза	3	332
Романюк В. В. Покой семян у видов рода *Lonicera* (*Caprifoliaceae*)	9	1328
Росков Ю. Р. О направлениях эволюции и основных таксономических подразделениях в группе Trifolium s. l. (*Fabaceae*)	1	36
Рылова Т. Б. Морфологические особенности пыльцы некоторых ископаемых и современных видов *Itea* (*Iteaceae*)	5	694
Рытова Н. Г. Образование открытых схизогенных полостей в ходе морфогенеза листовых зачатков у пальм (по поводу статей D. R. Karlan с соавторами, 1982 и N. G. Dengler с соавторами, 1982)	11	1618
Сабуров Д. Н. Эколого-ценотические группы видов растений коренных лесов Центрально-Лесного заповедника	6	866
Саксонов С. В. Гербарий Жигулевского заповедника	11	1630
Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр)	5	718
Сафронова И. Н., Ходачек Е. А. О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан)	7	1003
Свешникова В. М. Осмотическое давление клеточного сока у растений Монголии как показатель их влагообеспеченности	7	1023
Связева О. А., Комарова В. Н., Сафронова, И. А., Фирсов Г. А., Холопова А. В.		

Дендроколлекция парка Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР 9 1333

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основаные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) 11 1594

Сеилова Л. Б., Абдурахманов А. А., Камалетдинова Ф. И. Апомиксис у инбредных линий видов рода *Beta* (*Chenopodiaceae*) 5 700

Секретарева Н. А. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) 4 498

Сергейчик С. А., Гвардиян В. Н., Сергейчик А. А., Мышковец Е. Н., Ходасевич Э. В. Влияние атмосферных загрязнителей на фотосинтез древесных растений 5 736

Серов В. П. Исследование кариотипов представителей родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) 7 967

Сидорский А. Г., Копосов А. Г., Терзян А. С., Шеманаев В. А. Особенности половой дифференциации *Sagittaria sagittfoilia* (*Alismataceae*) в различных регионах ареала Волжской популяции 6 816

Снигиревская Н. С. *Physostoma elegans* (*Lyginopteridales*) в угольных почках Донецкого бассейна 10 1442

Соколов П. А., Шестакова Э. В., Закамский В. А. Биолого-морфологические особенности травянистых многолетников липово-снытевых березняков в условиях Марийской АССР 5 714

Стецура Н. Н. Флористические соотношения в растительных сообществах восточной части хребта Тукурингра (Амурская область) 4 519

Удалова Р. А. О жизненной форме *Rhipsalis* (*Cactaceae*) 5 731

Уланова Н. Г., Маслов А. А. Многомерный анализ горизонтальной структуры растительности вырубки 9 1316

Хайлов К. М. Рельефное отображение свойств пластин плантационной и природной *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) 7 977

Хведынич О. А. Функционирование ядер в клетках зародышевых мешков некоторых видов покрытосеменных 11 1603

Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) 10 1466

Хурсевич Г. К. Новые данные о морфологии и систематическом положении *Stephanodiscus matrensis* (*Bacillariophyta*) 4 487

Шанцер И. А. К систематике и номенклатуре некоторых дальневосточных видов *Filipendula* (*Rosaceae*) 7 959

Шереметьев С. Н. Водный режим *Leymus chinensis* (*Poaceae*) в восточной части МНР 7 1017

Шереметьев С. Н. Экологическая характеристика водного режима *Artemisia frigida* (*Asteraceae*) и *Iris dichotoma* (*Iridaceae*) в восточной части МНР 11 1651

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР 6 856

Шмелева В. Л., Ефимова И. Б. Пигменты *Fucus vesiculosus* (*Phaeophyta*) и его эпифитов *Chlorochytrium inclusum*, *Pseudopringsheimia fucicola* и *Ulothrix pseudoflacca* (*Chlorophyta*) на литорали Баренцева моря 10 1476

Шохина Н. К. Репродуктивная особенность *Hierochloë australis* (*Poaceae*) 12 1729

Шубёнкина Е. Ю. *Malacocarpus crithmifolius* (*Peganaceae*) в Северной Туркмении и вопросы его охраны 4 515

Шутов В. В. О динамике ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) 11 1646

Эльконин Л. А., Тырнов В. С., Папазян Н. Д., Ишин А. Г. Морфогенез и стабильная регенерация растений в каллусных культурах, полученных от зрелых зародышей видов *Sorghum* (*Poaceae*) 12 1740

Якимова Е. П., Павлова Н. Е. О водном режиме степных растений Забайкалья в связи с их происхождением, биоморфологическими и эколого-физиологическими особенностями 12 1774

Систематические обзоры и новые таксоны

Баркалов В. Ю., Вышин И. Б. Новые виды рода *Aconogonon* (*Polygonaceae*) с юга советского Дальнего Востока	8	1182
Большаков Н. М. Заметка о видах *Salix* (*Salicaceae*) секции *Myrtilloides* в Сибири	10	1496
Бондарева Н. А. Новый подвид *Caragana pygmaea* (*Fabaceae*) из Сибири	6	899
Бочанцев В. П. Об *Alyssum parviflorum* и некоторых близких ему видах (*Cruciferae*)	7	1036
Бочанцев В. П., Ахани Х. Новая секция и новый вид рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*) из южного Ирана	11	1664
Виноградова К. Л., Яковлева Т. А. О систематическом положении *Petrocelis hennedyi* и *P. polygyna* (*Rhodophyta*, *Cruoriaceae*)	5	744
Горлачева З. С. Новый вид рода *Crisium* (*Asteraceae*)	12	1782
Гусейнов Ш. А. Новые шиповники (*Rosa*, *Rosaceae*) Дагестана	6	892
Долматова А. П. Обзор кавказских видов рода *Paronychia* (*Caryophyllaceae*, *Paronychioideae*)	1	103
Зыонг Дык Гуен, Аверьянов Л. В. Новая разновидность *Dendrobium nobile* var. *alboluteum* (*Orchidaceae*) с территории Южного Вьетнама	7	1039
Кожевников Ю. П. Заметки о видах *Sedum* (*Crassulaceae*)	4	534
Котухов Ю. А. Новые таксоны родов *Stipa* (*Poaceae*) и *Oxytropis* (*Fabaceae*) из Восточного Казахстана	3	414
Котухов Ю. А. Новый вид *Gagea* (*Liliaceae*) из Южного Алтая	11	1663
Куприянов А. Н. О новом виде рода *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) из Центрального Казахстана	12	1785
Логинова Л. П. Два новых таксона рода *Cyclotella* (*Bacillariophyta*)	12	1780
Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К., Озорнина С. П. *Stephanodiscus nativus* — новый вид *Bacillariophyta* из верхнекайнозойских отложений Центральной Камчатки	5	742
Макарова И. В., Генкал С. И. О систематическом положении *Stephanodiscus lucens* (*Bacillariophyta*)	6	891
Нгуен То Куен. Новый вид и номенклатурные комбинации в роде *Sinocalamus* (*Poaceae*, *Bambusoideae*)	11	1661
Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Pilosella* (*Asteraceae*)	7	1040
Овчинникова С. В. Обзор сибирских видов рода *Puccinellia* (*Poaceae*)	12	1786
Павлова Н. С. Новые виды семейства *Fabaceae* с советского Дальнего Востока	6	901
Пименов М. Г. *Autumnalia* — новый эндемичный для Средней Азии род семейства *Umbelliferae* с двумя новыми видами	10	1488
Пименов М. Г., Лаврова Т. В. Ревизия видов *Ligusticum* (*Apiaceae*) флоры СССР и описание нового рода *Arafoe*	1	96
Пнева Г. П. О *Reynoutria* (*Polygonaceae*) из неогена Приморья и Японии	7	1032
Стародубцев В. Н. Новые таксоны подтрибы *Anemoninae* (*Ranunculaceae*)	9	1344
Стрельникова Н. И., Николаев В. А. Новые данные по морфологии и систематическому положению рода *Pyxilla* (*Bacillariophyta*)	2	247
Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Сухова Г. А. *Concentrodiscus* — новый род семейства *Stephanodiscaceae* (*Bacillariophyta*)	11	1660
Хурсевич Г. К., Мухина В. В., Логинова Л. П., Лупикина Е. Г., Купцова И. А. Действительное обнародование названий видов и комбинаций в роде *Cyclostephanos* (*Bacillariophyta*)	8	1180
Хурсевич Г. К., Черняева Г. П. *Ectodictyonaceae* — новое семейство из класса *Centrophyceae* [(*Bacillariophyta*)	7	1034
Юрцев Б. А. Два новых таксона злаков (*Poaceae*) с острова Врангеля	1	110

Флористические находки

Абрамов Н. В. Дополнение к флоре Марийской АССР 9 1357
Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама 9 1347
Аверьянов Л. В., Ву Нгок Лонг. Редкие виды рода *Eria* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама 10 1518
Аверьянов Л. В., Зыонг Дык Гуен. Редкие виды рода *Dendrobium* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама 11 1667
Босек П. З. Дополнение к флоре Брянской области 10 1504
Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. Новые и редкие для флоры СССР и Приморского края адвентивные виды 10 1512
Волотовский К. А. Флористические находки в юго-восточной Якутии 3 418
Вышин И. Б., Баркалов В. Ю. Новые и редкие для флоры острова Сахалин виды сосудистых растений 7 1054
Габриэлян Э. Ц., Тахтаджян А. Л. О находке *Acanthus dioscoridis* (*Acanthaceae*) в Армении 3 417
Гаджиев В. Д., Ибрагимов А. Ш., Мовсумова Ф. К. Новые виды рода *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) для Нахичеванской АССР 1 118
Губанов И. А., Камелин Р. В., Буданцев А. Л., Ганболд Э., Дариймаа Ш. Новинки флоры Восточной Монголии 2 255
Гуджинскас З. А. Новые для флоры Литвы адвентивные виды растений . . . 10 1499
Димитриев А. В., Теплова Л. П., Нерогова Р. Т., Папченков В. Г. О некоторых редких и новых растениях Чувашии и прилегающих территорий . . . 8 1190
Дулепова Б. И., Попова О. А., Уманская Н. В., Якимова Е. П. Находка *Artemisia rutifolia* (*Asteraceae*) в Восточном Забайкалье 1 116
Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г. Некоторые интересные флористические находки в Центральной Сибири 9 1363
Ибрагимов А. Ш., Мовсумов Ф. К. О двух новых для Нахичеванской АССР родах цветковых растений 5 766
Изверская Т. Д. *Steris atropurpurea* (*Cayrophyllaceae*) — новый вид для флоры СССР 12 1793
Камелин Р. В., Губанов И. А., Буданцев А. Л., Ганболд Э., Дариймаа Ш. Три новых рода сосудистых растений во флоре Монголии 9 1355
Клочкова Н. Г., Паймеева Л. Г. Новые данные о распространении водорослей-макрофитов у материкового берега Японского моря 8 1184
Клюйков Е. В., Баранова Ю. В. *Acantholimon ekatherinae* (*Plumbaginaceae*) — новый вид для Казахстана 10 1511
Косович Е. И. Находка *Tomenthypnum falcifolium* (*Brachytheciaceae*) — нового для бриофлоры Евразии вида 2 250
Куприянов А. Н., Михайлов В. Г. Новые и редкие растения для Центрального Казахстана 4 545
Ляхова И. Г. Флористические находки близ термального источника в северном Прибайкалье 2 254
Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И., Некратов Н. Ф., Сигарева Л. Б. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободнолепестные и вторичнопокровные . . . 5 754
Нечаева Т. И., Авдошина (Белоброва) Л. Н. Дополнения к флоре Среднего Амура 9 1372
Нечаева Т. И., Цвелев Н. Н. Новые для советского Дальнего Востока адвентивные виды растений 9 1373
Папченков В. Г., Димитриев А. В. Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья 4 547
Пузырёв А. Н. Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981—1986 гг.) 5 761

Росков Ю. Р. *Trifolium lucanicum* (*Fabaceae*) — новый вид клевера для флоры СССР 10 1508
Соколова И. В. Новые для флоры СССР виды рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Кавказа 6 911
Хмелев К. Ф., Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. О новых и редких растениях во флоре Липецкой области 8 1192
Чечёткин Е. В. О некоторых новых и редких для Северного Забайкалья видах растений 7 1051
Шхагапсоев С. Х. Находка *Euonymus nana*, (*Celastraceae*) в Кабардино-Балкарии 1 117

Методика ботанических исследований

Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 4 554
Котов В. Н., Терентьева Н. Г. Разграничение двух совокупностей биологических объектов на примере планктонных видов рода *Anabaena* (*Cyanophyta*) 12 1796
Макаревич П. Р., Дружков Н. В. Приспособление для изучения нанопланктонных водорослей 5 767
Назаров В. В. Методика подсчета мелких семян и семяпочек (на примере сем. *Orchidaceae*) 8 1194

Числа хромосом

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока 12 1810
Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Урала (Коми АССР) 7 1059
Магулаев А. Ю. Числа хромосом некоторых видов *Astragalus* (*Fabaceae*) флоры Кавказа 10 1519
Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов 1 120
Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова 11 1675
Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae* флоры Березинского биосферного заповедника (БССР) 11 1671
Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabacea*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* 2 268
Стародубцев В. Н. Числа хромосом видов семейств *Aceraceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* с Дальнего Востока СССР 11 1674
Тасенкевич Л. А., Высоцкая Е. И., Воробец Н. К. Числа хромосом редких и ендемичных видов сосудистых растений Украинских Карпат 11 1669

Охрана растительного мира

Злобин Ю. А., Чумакова Е. А. Рост и репродукция у эфемероидов широколиственного леса при разных условиях рекреационных нагрузок 3 432
Матвеева Н. В. Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны 3 426
Мацкевич Н. В., Трасс Х. Х. О курировании лишайников, занесенных в «Красную книгу СССР» 8 1197

Ярмишко В. Т. Формирование фитомассы хвои в сосновых молодняках Кольского полуострова 9 1376

Потери науки

Семенова-Тян-Шанская А. М., Парфенов В. И., Федорчук В. Н., Тихомиров В. Н., Трасс Х. Х., Рысин Л. П., Чертов О. Г., Комин Г. Е., Нешатаев Ю. Н., Ефремов Д. Ф., Валяев В. Н., Кучко А. А., Елина Г. А., Васильев А. Е. Памяти С. А. Дыренкова 8 1202
Снигиревская Н. С. Сергей Викторович Мейен (1935—1987) 2 272
Рябова Т. П., Забалуев А. П. Анастасия Андреевна Чигуряева (1905—1987) 12 1812

Юбилеи и даты

Колаковский А. А. К 100-летию со дня рождения. Александр Альфонсович Гроссгейм (1888—1948) 1 124
Матвеева Е. П. К 100-летию со дня рождения Ивана Васильевича Ларина (1889—1972) 8 1199
Уткин А. И., Юрцев Б. А. Старейший геоботаник Советского Союза 6 913

Критика и библиография

Алексеев В. А. *В. И. Василевич.* Очерки теоретической фитоценологии. 1983 3 440
Ахтямов М. Х., Уразметов Р. В. *Гоголева П. А., Кононов К. Е., Миркин Б. М., Миронова С. И.* Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. 1987 . . . . 4 560
Бутенко Р. Г., Шамина З. Б. *Т. Б. Батыгина.* Хлебное зерно. Атлас. 1987 . . 8 1230
Васильев А. Е. *Т. Б. Батыгина.* Хлебное зерно. Атлас. 1987 . . . . 8 1221
Воротников В. П., Терентьев А. А. *Т. В. Курнишкова, В. В. Петров.* География растений с основами ботаники. 1987 . . . . 1 130
Габриэлян Э. Ц. *Ю. Л. Меницкий.* Дубы Азии. 1984 . . . . 3 448
Габриэлян Э. Ц. (*Рецензия*). Атлас по описательной морфологии высших растений 4 558
Заугольнова Л. Б. (*Рецензия*). Опыт анализа сукцессий в травосмесях. 1987 11 1679
Капинос Г. Е. (*Рецензия*). Сравнительная анатомия семян. 2. Двудольные. *Magnoliidae, Ranunculidae* 3 450
Караева Н. И., Джафарова С. К. *Р. Симонсен.* Атлас и каталог типов диатомовых, описанных Фридрихом Хустедтом. Т. I—III. 1987 . . . . 12 1821
Лукницкая А. Ф. *Х. Красдале, Э. А. Флинт.* Флора Новой Зеландии: пресноводные водоросли, *Chlorophyta*, десмидиевые: с экологическими аннотациями об их местообитании. Т. II. 1988 . . . . 10 1522
Матвеева Е. П. *И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, Н. И. Петручук.* Бластомогены в лесных биогеоценозах. 1987 . . . . 9 1388
Мельник В. И. (*Рецензия*). Зеленая книга Украинской ССР. 1987 . . . . . . 12 1825
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Ученые записки Тартуского гос. ун-та. 1988 . . . . 7 1062
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988 . . . . 10 1534
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*) Экология сообществ / Ред. Дж. Диамонд, Т. Дж. Кейс. 1986 . . . . 8 1214
Наткевичайте-Иванаускене М. П., Мотекайтите В. П. (*Рецензия*). Основы охраны растительного покрова Литовской ССР. 1986 . . . . 4 563
Наумова Л. Г. *Д. Р. Костон.* Введение в анализ растительности. Принципы, практика и интерпретация. 1988 . . . . 9 1390

Наумова Л. Г., Ханов Ф. М., Хасанова З. М. (*Рецензия*). Растительный покров антропогенных местообитаний. Межвузовский сборник научных трудов. 1988 . . . . 8 1211
Работнов Т. А. (*Рецензия*). О публикациях геоботанического института им. Рюбеля в Цюрихе 10 1524
Ролдугин И. И. *П. Л. Горчаковский.* Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. 1987 . . . . 8 1219
Трифонова И. С. *Коршиков А. А.* Пресноводные водоросли Украинской ССР. V. Подкласс *Protococcineae. Vacuolales* и *Protococcales.* 1987 . . . . 9 1387
Хмелев К. Ф., Кожевникова Л. И., Камаева Г. М. *Т. В. Курнишкова, В. В. Петров.* География растений с основами ботаники. 1987 . . . . 1 128

Хроника

Боч М. С. XI Всесоюзное совещание по болотоведению «Проблемы классификации болотной растительности». 1988 . . . . 10 1540
Голубкова Н. С., Вайнштейн Е. А. Совещание, посвященное проблемам экспериментальной лихенологии 4 570
Давыдов В. Н., Бойков Т. Г. Творческое наследие Н. И. Вавилова и развитие селекционно-генетических и ботанических исследований Бурятской АССР 4 566
Камелин Р. В., Троицкая Е. А. Об общесоюзной программе фундаментальных исследований «Растительный мир; Изучение, охрана и рациональное использование (задание Отделения общей биологии АН СССР)» 8 1232
Кашин В. И. Седьмые Перфильевские чтения 10 1538
Кондратюк С. Я. Брио-лихенологические дни в Чехословакии 8 1237
Красноборов И. М., Ханминчун В. М., Шауло Д. Н. В гостях у финских ботаников 7 1066
Кузьмичев А. И. Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям 12 1829
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Четвертые гордягинские чтения 12 1831
Разживин В. Ю. Рабочее совещание о подготовке монографии «Растительность СССР» (Сыктывкар, 27 V 1987) 3 452
Сергиенко В. Г. Региональное совещание «Проблемы организации природно-исторических национальных парков, развития сети охраняемых природных территорий на Русском Севере и задачи общественности» 4 567

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Васильева Л. Н. Приморское отделение ВБО в 1988 г. 12 1832
VIII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества 4 577
Дудка И. А., Минарченко В. Н. Украинское ботаническое общество в 1988 году 9 1394
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. В Казанском отделении ВБО 12 1835
Селедец В. П. Приморское отделение ВБО в 1987 г. 4 574

Письма в редакцию

Касинов В. Б., Зарубина С. И. Некоторые замечания о работе ВБО 12 1836
Указатель тома 74 (1989) 12 1838

К ст. Т. А. Плющ, с. 1725

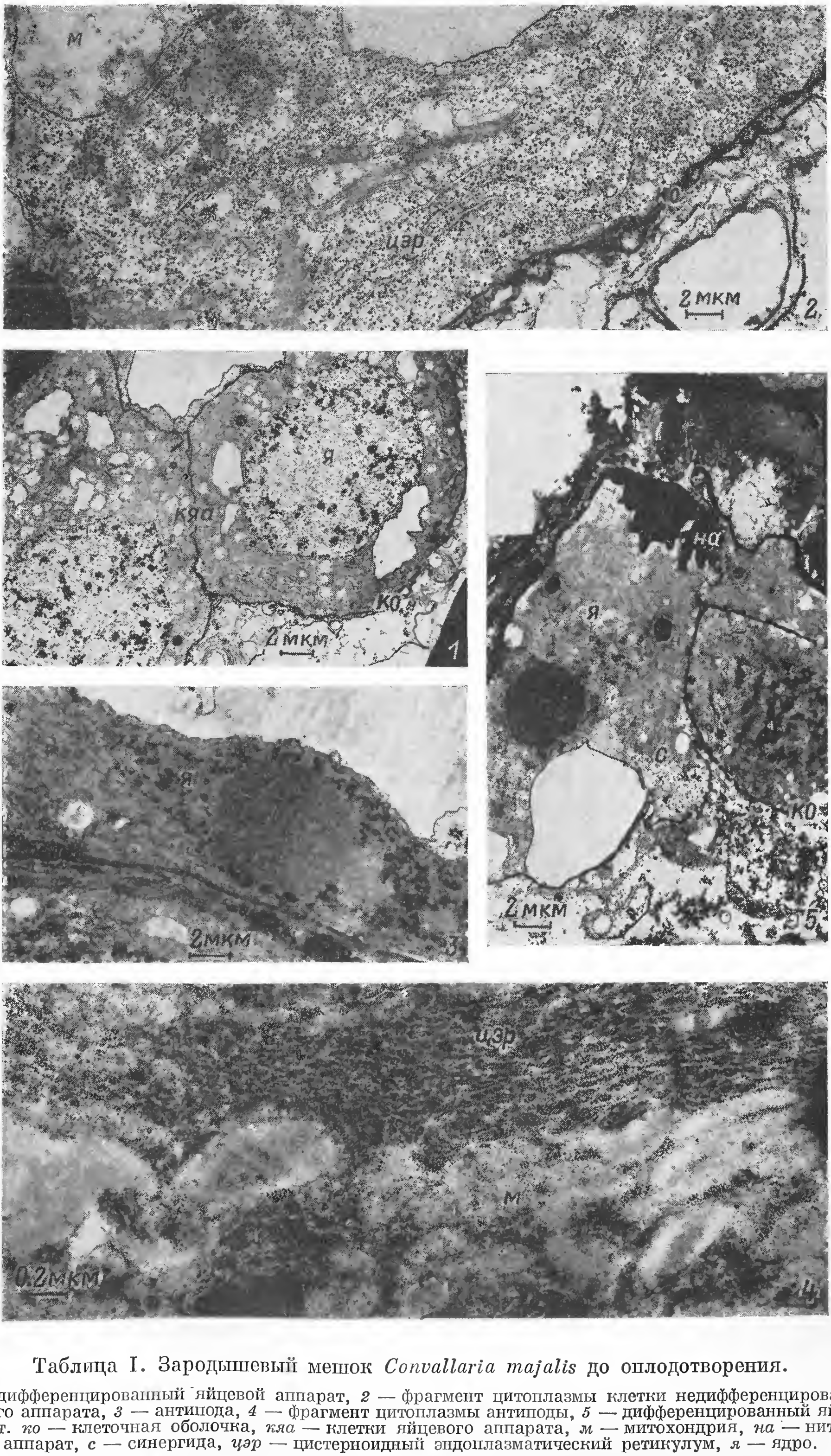
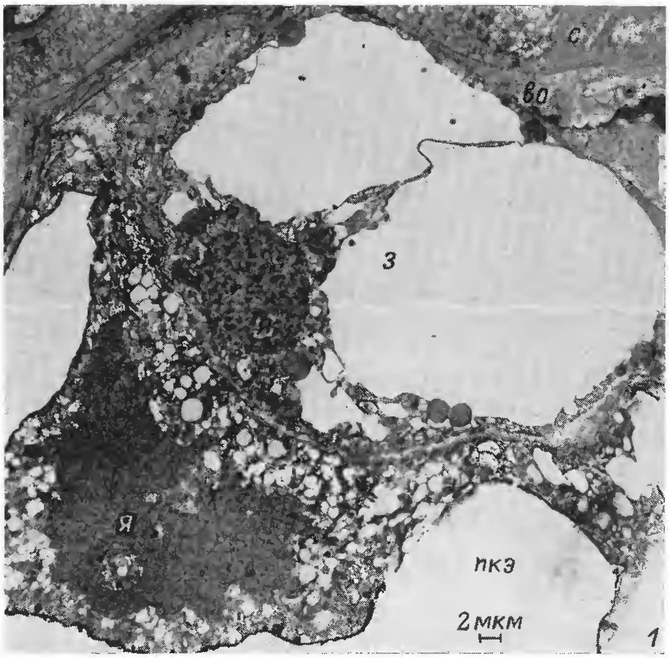
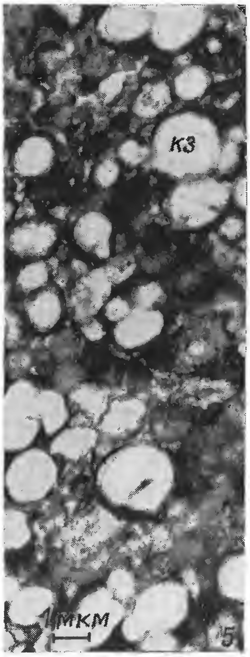
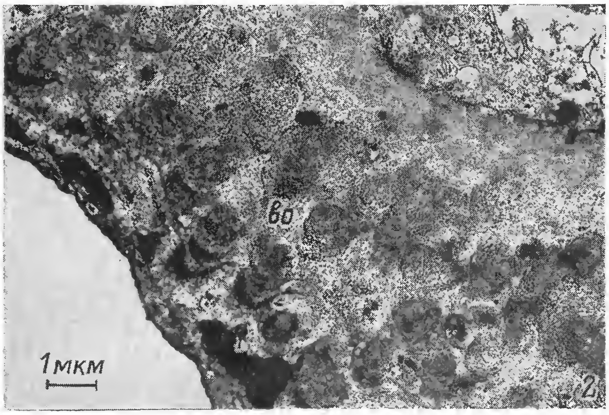


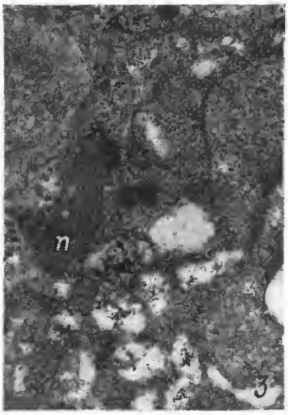
Таблица I. Зародышевый мешок *Convallaria majalis* до оплодотворения.

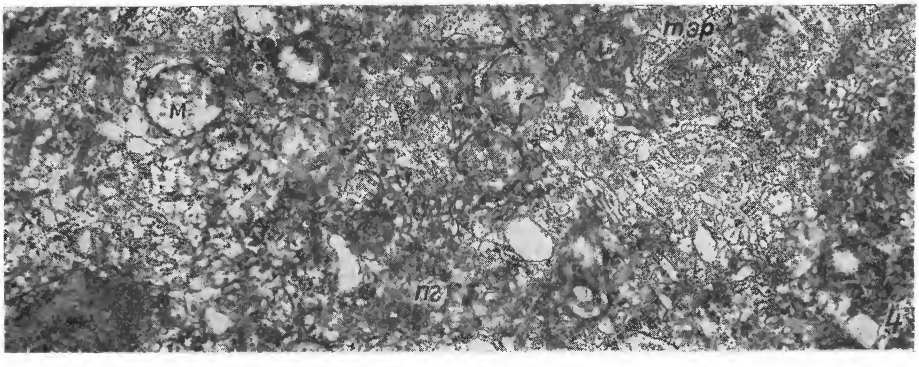
1 — недифференцированный яйцевой аппарат, *2* — фрагмент цитоплазмы клетки недифференцированного яйцевого аппарата, *3* — антипода, *4* — фрагмент цитоплазмы антиподы, *5* — дифференцированный яйцевой аппарат. *ко* — клеточная оболочка, *кяа* — клетки яйцевого аппарата, *м* — митохондрия, *на* — нитчатый аппарат, *с* — синергида, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.


с
во
з
я
пкэ
2 мкм
1


кз
1 мкм
5


во
с
1 мкм
2


п
3


тэр
м
пг
4

К ст. Л. А. Элькопина, В. С. Тырнова, Н. Д. Папазян, А. Г. Ишина, с. 1741

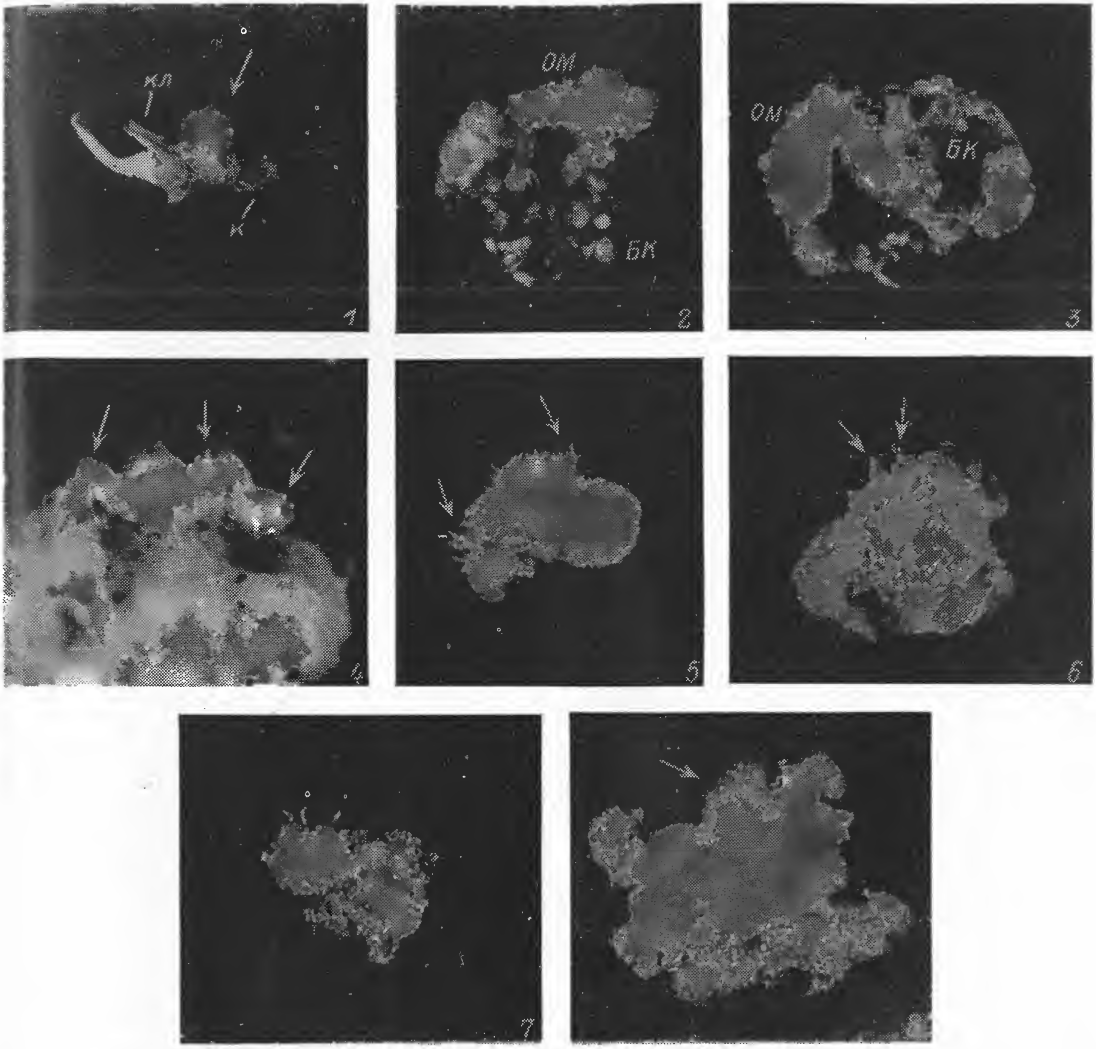


Таблица I. Формирование и пути развития очагов морфогенеза (*ОМ*) в культуре тканей сорго.

1 — образование *ОМ* (отмечен стрелкой) из зрелого зародыша, *2* — два морфологически и функционально различных типа образований: *ОМ* и плотный бугристый ризогенный каллус (*БК*); *3* — фрагмент каллуса сорго (обозначения те же), *4* — эмбриоидоподобные структуры, формирующиеся из *ОМ*, *5* — опушение на поверхности *ОМ*, *6* — листовидные выросты, *7* — широкая рассеченная листовидная структура, *8* — разросшийся *ОМ* (отмечен стрелкой); *кл* — колеоптиль, *к* — корень.

Таблица II. Зародышевый мешок *Convallaria majalis* после оплодотворения.

1 — микропилярная часть зародышевого мешка, *2* — выросты оболочки зиготы, *3* — фрагмент цитоплазмы зиготы, *4* — фрагмент цитоплазмы сохранившейся синергиды, *5* — фрагмент цитоплазмы первичной клетки эндосперма. *во* — выросты оболочки, *з* — зигота, *кз* — крахмальное зерно, *п* — пластида, *пг* — пузырек Гольджи, *пкэ* — первичная клетка эндосперма, *тэр* — трубчатый эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

К с. 1742

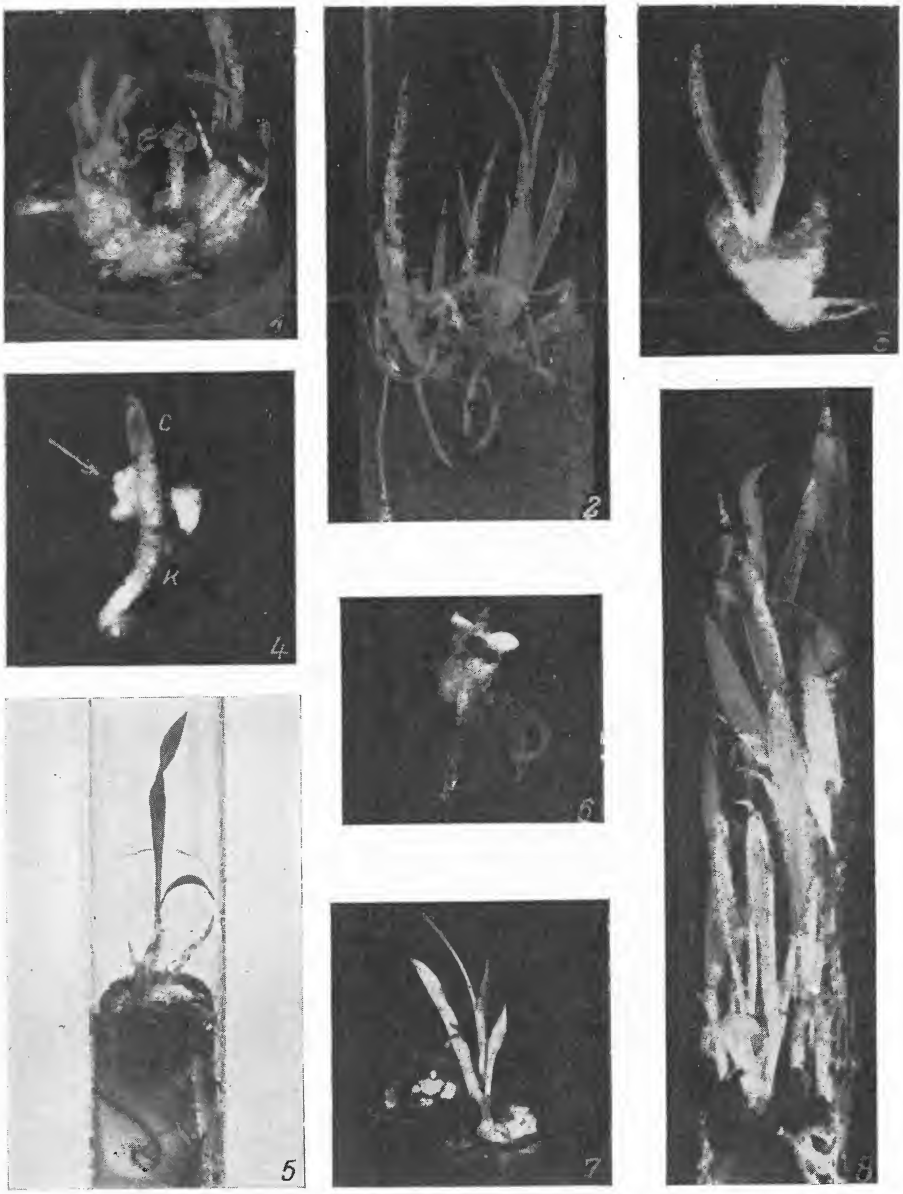


Таблица II. Регенерация растений в культуре тканей сорго.

1 — развитие побегов из *ОМ*, *2* — образование у побегов корней, *3* — начальная стадия развития нескольких побегов из апикального конца *ОМ* и корней из базального конца (прилежащего к питательной среде), *4*—*7* — прорастание эмбриоидоподобных структур: *4* — развитие проростка со стеблем (с) и корнем (*к*) из эмбриоидоподобной структуры (отмечена стрелкой), *5* — выделение пигмента, окрашивающего питательную среду, при прорастании эмбриоидоподобных структур, *6* — развитие корней (эмбриоидоподобная структура отмечена стрелкой), *7* — развитие побега, *8*— массовое развитие побегов из *ОМ* от длительно пассируемой культуры.

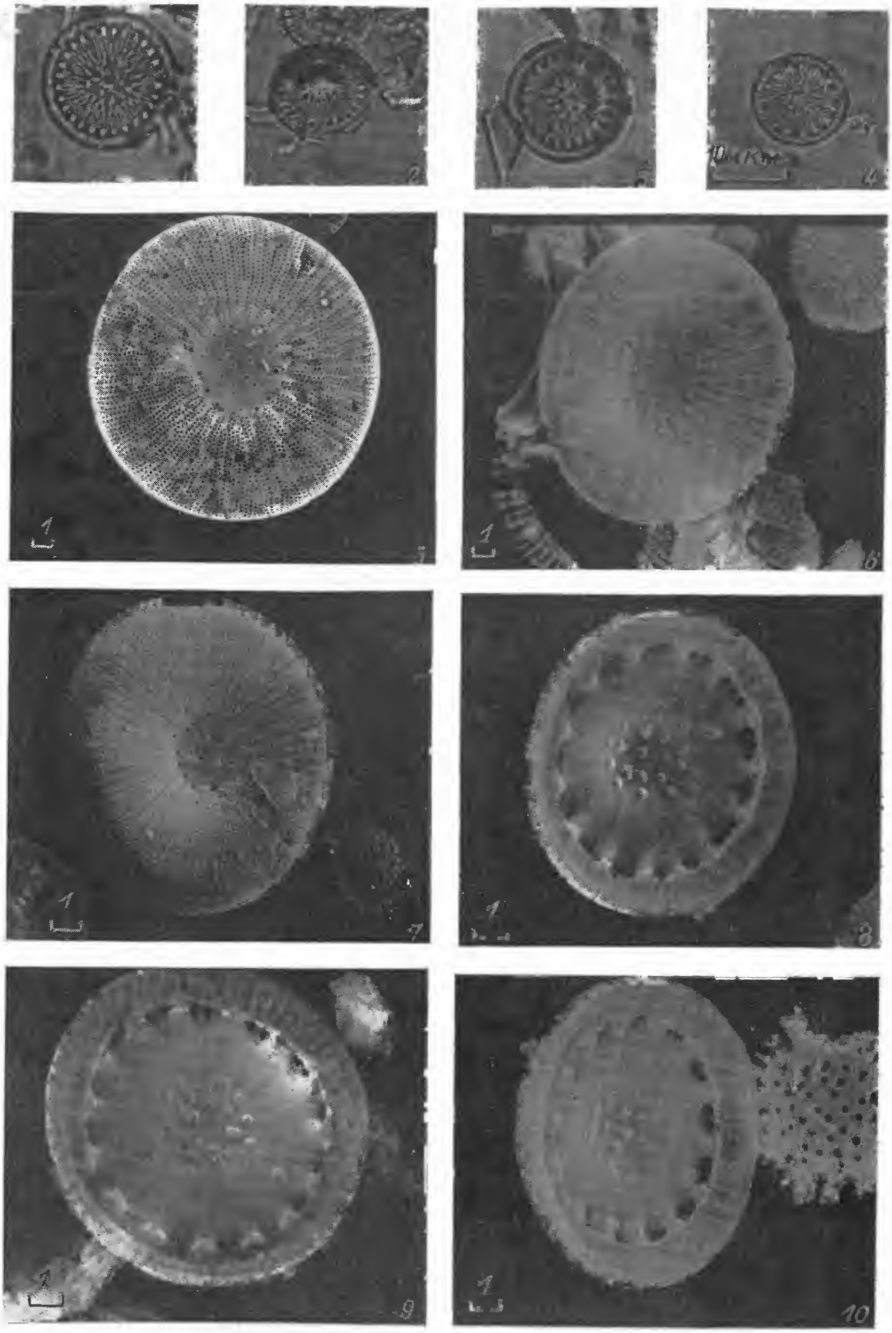


Таблица I. *Cyclotella temperiana*.

1—4 — створка; *5—7* — наружная поверхность створки с чередующимися длинными и короткими извилистыми штрихами, с немногочисленными ареолами в центральной части створки; *8—10* — внутренняя поверхность створки со сложными альвеолами и одним двугубым выростом в прикраевой зоне. (*1—4* — СМ, *5—10* — СЭМ; масштаб: *1—4* — 10 мкм, *5—10* — 1 мкм).

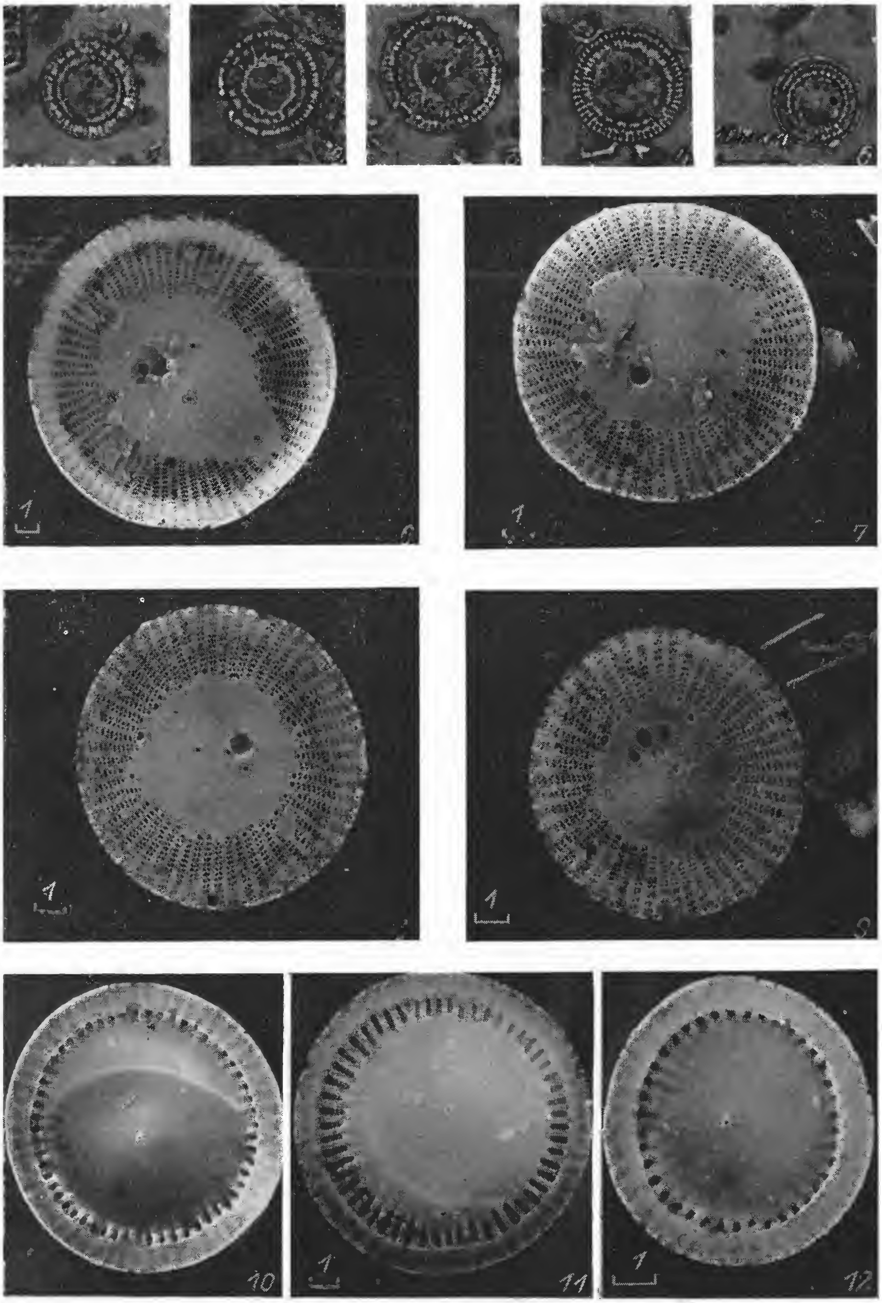


Таблица II. *Cyclotella reczickiae* (*1*, *2*, *6*, *7*) var. *reczickiae*, *C. reczickiae* var. *diversa* (*3—5*, *8—12*).

1—5 — створки; *6*, *7* — наружная поверхность створки с грушевидным центральным полем, с наружным отверстием двугубого выроста над одним из укороченных штрихов, с одиночными лакунами; *8*, *9* — наружная поверхность створки с округлым центральным полем; *10—12* — внутренняя поверхность створки с центральными выростами с 2 опорами и одним двугубым выростом в прикраевой зоне. (*1—5* — СМ, *6—12* — СЭМ; масштаб: *1—5* — 10 мкм, *6—12* — 1 мкм).

CONTENTS

Page

Baranova M. V. The ontogeny of the species of the genus *Lilium* (*Liliaceae*) and its regularities . . . 1689
Nikolaeva M. G. The characters of seed germination of plants in the *Liliopsida* class . . . 1701
Yurkovskaya T. K., Elina G. A., Klimanov V. A. Vegetation and paleogeography of forest and mire ecosystems on the right bank of the Pinega river (the Arkhangelsk region) . . . 1711

COMMUNICATIONS . . . 1724

Plyushch T. A. Allium-type embryo-sac ultrastructure in *Convallaria majalis* (*Convallariaceae*) . . . 1724
Shokhina N. K. Reproductive ability of *Hierochloë australis* (*Poaceae*) . . . 1729
Elkonin L. A., Tyrnov V. S., Papazyan N. D., Ishin A. G. Morphogeny and stable regeneration of plants in callus cultures obtained from mature embryos of the *Sorghum* (*Poaceae*) species . . . 1740
Boch M. S. On the mires of the forest belt in the Kola Peninsula . . . 1747
Grabovik S. I. Plant cover dynamics in mire complexes of mesotrophic herbsphagnum type under the effect of drainage . . . 1757
Zhuravlyev Yu. N. Effect of water-soluble substances of pine needle fall on soil alga development in forest biogeocoenoses . . . 1769
Yakimova E. P., Pavlova N. E. On water relations of the Trans-Baikalian steppe plants in connection with their origin, biomorphological and ecologo-physiological characters 1774

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . 1780

Loginova L. P. Two new taxa of the genus *Cyclotella* (*Bacillariophyta*) . . . 1780
Gorlacheva Z. S. A new species of the genus *Cirsium* (*Asteraceae*) . . . 1782
Kuprijanov A. N. On a new species of the genus *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) from the Central Kazakhstan . . . 1785
Ovczinnikova S. V. The synopsis of Siberian species of the genus *Puccinellia* (*Poaceae*) 1786

FLORISTIC FINDINGS . . . 1793

Izverskaya T. D. *Steris atropurpurea* (*Caryophyllaceae*), a new species for the flora of the USSR . . . 1793

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH . . . 1796

Kotov V. N., Terentyeva N. G. Discrimination of two sets of biological objects as examplified by planktonic species of the genus *Anabaena* (*Cyanophyta*) . . . 1796

CHROMOSOME NUMBERS . . . 1810

Volkova S. A., Boyko E. V. Chromosome numbers in representatives of some families of the flora of the Soviet Far East . . . 1810

OBITUARIES . . . 1812

Ryabova T. P., Zabaluyev A. P. Anastasiya Andreyevna Chiguryayeva (1905—1987) 1812

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY . . . 1821

Karayeva N. I., Dzhafarova S. K. *R. Simonsen.* Atlas and catalogue of the diatom types of Friedrich Hustedt. Vol. I—III. 1987 . . . 1821
Melnik V. I. (*A review*). The Green book of the Ukrainian Soviet Socialist Republic. 1987 1825

CHRONICLE . . . 1829

Kuzmichev A. I. The Second All-Union Conference on water and coast-water higher plants . . . 1829
Lyubarsky E. L., Poluyanova V. I. The Fourth Gordyagin's readings . . . 1831

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY . . . 1832

Vasilyeva L. N. The Primorye branch of the All-Union Botanical Society in 1988 . . . 1832
Lyubarsky E. L., Poluyanova V. I. In the Kazan branch of the All-Union Botanical Society . . . 1835

LETTERS TO THE EDITOR . . . 1836

Kasinov V. B., Zarubina S. I. Some remarks about the work of the All-Union Botanical Society . . . 1836
Index to the volume 74 (1989) . . . 1838

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Баранова М. В. Онтогенез видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) и его закономерности 1689
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из класса *Liliopsida* . . . 1701
Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климанов В. А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) 1711

СООБЩЕНИЯ 1724

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Convallaria majalis* (*Convallariaceae*) 1724
Шохина Н. К. Репродуктивная способность *Hierochloë australis* (*Poaceae*) 1729
Элъконин Л. А., Тырнов В. С., Папазян Н. Д., Ишин А. Г. Морфогенез и стабильная регенерация растений в каллусных культурах, полученных от зрелых зародышей видов *Sorghum* (*Poaceae*) 1740
Боч М. С. О болотах лесной полосы Кольского полуострова 1747
Грабовик С. И. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения 1757
Журавлев Ю. Н. Влияние водорастворимых веществ хвойного соснового опада на развитие почвенных водорослей в лесных биогеоценозах 1769
Якимова Е. П., Павлова Н. Е. О водном режиме степных растений Забайкалья в связи с их происхождением, биоморфологическими и эколого-физиологическими особенностями 1774

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1780

Логинова Л. П. Два новых таксона рода *Cyclotella* (*Bacillariophyta*) 1780
Горлачева З. С. Новый вид рода *Cirsium* (*Asteraceae*) 1782
Куприянов А. Н. О новом виде рода *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) из Центрального Казахстана 1785
Овчинникова С. В. Обзор сибирских видов рода *Puccinellia* (*Poaceae*) 1786

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1793

Изверская Т. Д. *Steris atropurpurea* (*Caryophyllaceae*) — новый вид для флоры СССР 1793

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1796

Котов В. Н., Терентьева Н. Г. Разграничение двух совокупностей биологических объектов на примере планктонных видов рода *Anabaena* (*Cyanophyta*) 1796

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1810

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока 1810

ПОТЕРИ НАУКИ 1812

Рябова Т. П., Забалуев А. П. Анастасия Андреевна Чигуряева (1905—1987) 1812

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1821

Караева Н. И., Джафарова С. К. *Р. Симонсен.* Атлас и каталог типов диатомовых, описанных Фридрихом Хустедтом. Т. I—III. 1987 1821
Мельник В. И. (*Рецензия*). Зеленая книга Украинской ССР. 1987 1825

ХРОНИКА 1829

Кузьмичев А. И. Вторая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям 1829
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Четвертые гордягинские чтения 1831

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1832

Васильева Л. Н. Приморское отделение ВБО в 1988 г. 1832
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. В Казанском отделении ВБО 1835

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 1836

Касинов В. Б., Зарубина С. И. Некоторые замечания о работе ВБО 1836
Указатель тома 74 (1989) 1838

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 12. 1689—1848.